

UNIVERSIDADE FEDERAL DOS VALES DO JEQUITINHONHA E MUCURI
Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal
Camila Cristina da Cruz

**MORFOLOGIA, INTEGRAÇÃO E MODULARIDADE DO APARATO CEFÁLICO
DE DEFESA EM SOLDADOS DE SYNTERMITINAE (BLATTARIA: ISOPTERA)**

Diamantina
2017

Camila Cristina da Cruz

**MORFOLOGIA, INTEGRAÇÃO E MODULARIDADE DO APARATO CEFÁLICO
DE DEFESA EM SOLDADOS DE SYNTERMITINAE (BLATTARIA: ISOPTERA)**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri, como requisito parcial para obtenção de título de Mestre.

Orientador: Rodrigo César Marques
Coorientador: Thiago Santos

**Diamantina
2017**

Ficha Catalográfica – Serviço de Bibliotecas/UFVJM
Bibliotecário Anderson César de Oliveira Silva, CRB6 – 2618.

C889m Cruz, Camila Cristina da
Morfologia, integração e modularidade do aparato cefálico de defesa
em soldados de Syntermitinae (Blattaria: Isoptera) / Camila Cristina da
Cruz. – Diamantina, 2017.
48 f. : il.

Orientador: Rodrigo César Marques
Coorientador: Thiago Santos

Dissertação (Mestrado – Programa de Pós-Graduação em Biologia
Animal) - Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri.

1. Cupins. 2. Módulos. 3. Filogenia. 4. Grupo alimentar. 5. Bioma.
I. Leonel, Fernando de Paula. II. Santos, Thiago. III. Título.
IV. Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri.

CDD 595.7

Elaborado com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

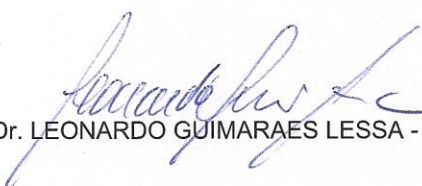
CAMILA CRISTINA DA CRUZ

**MORFOLOGIA, INTEGRAÇÃO E MODULARIDADE DO APARATO
CEFÁLICO DE DEFESA EM SOLDADOS DE SYNTERMITINAE
(BLATTARIA: ISOPTERA)**


Dissertação apresentada ao
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL - STRICTO
SENSU, nível de MESTRADO como
parte dos requisitos para obtenção do
título de MAGISTER SCIENTIAE EM
BIOLOGIA ANIMAL

Orientador : Prof. Dr. Rodrigo César
Marques

Data da aprovação : 25/09/2017


Prof.Dr. LEONARDO GUIMARAES LESSA - UFVJM


Prof.Dr. MAURÍCIO MARTINS DA ROCHA - USP


Prof.Dr. THIAGO SANTOS - UFVJM


Prof.Dr. RODRIGO CÉSAR MARQUES - UFVJM

DIAMANTINA

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho aos meus pais, Maria e
Elvécio, aos meus irmãos, Adriana, Luiz Carlos e
Luis Eduardo e a minha pequena Isabele.
Vocês são a minha base!!!

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de agradecer aos meus orientadores, Rodrigo e Thiago, por toda dedicação, paciência, disponibilidade e principalmente por compartilharem de todo conhecimento.

Agradeço aos amigos do LABESE por todo apoio, companheirismo, em especial Gabriel e Adriana que me ajudaram em todas as coletas no Parque Estadual do Rio Preto e a Renata, que não só auxiliou durante o desenvolvimento deste trabalho no laboratório, mas também se mostrou amiga nas mais diversas ocasiões.

Aos meus GRANDES AMIGOS, Luís Paulo, Steffani e Julya por serem tão especiais e estarem ao meu lado durante todo o tempo.

Ao meu namorado Yrllan, pelo amor, paciência, amizade, compreensão e por estar ao meu lado nos momentos mais difíceis e estressantes sempre me motivando a seguir em frente.

Aos meus pais, Maria e Elvécio, pela educação, amor incondicional e por me apoiarem sempre em minhas escolhas. Aos meus irmãos Adriana, Luiz Carlos e Luis Eduardo pelo incentivo, apoio e amizade. À minha afilhadinha Isabele pelo carinho e por alegrar todos os dias da minha vida.

A todos os meus amigos que torceram para que eu chegasse até aqui.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal (PPGBA), professores, coordenação e colegiado pela dedicação e suporte ao longo desses dois anos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro durante todo o mestrado.

Ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), em especial a Eliana Marques Cancellato e o Maurício Martins da Rocha, pelo empréstimo e doação do material.

Ao Parque Estadual do Rio Preto (PERP) pelo apoio logístico para realização das coletas.

Por fim, agradeço a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para que este trabalho fosse concluído.

Obrigada a todos!!!!

RESUMO

A subfamília Syntermitinae (Blattaria: Isoptera), apresenta grande diversidade quanto a morfologia de seus membros, que varia desde soldados com nasus curto e mandíbulas robustas e retas, a soldados com nasus longo e mandíbulas estreitas e curvadas. Frente a essa diversidade morfológica e escassez de estudos relacionados a morfometria do grupo, este trabalho teve como objetivo analisar se existe integração e modularidade entre as estruturas que compõem o aparato cefálico de defesa de Syntermitinae, bem como analisar se existe correlação entre a morfologia e filogenia, além de investigar se a forma desses aparatos é influenciada por algum fator ecológico e se a morfologia da cabeça está relacionada ao tipo de mandíbula. Para a cabeça em vista lateral, a presença de dois módulos foi testada: a região do nasus e região de inserção da mandíbula. Para as mandíbulas direita e esquerda, dois módulos foram testados: as regiões apical e côndilo-molar. As hipóteses de modularidade foram testadas por meio do coeficiente RV de Escoufier. Para determinar a correlação entre a forma da cabeça e das mandíbulas com a filogenia do grupo, foi empregado o teste de Mantel entre as matrizes de distâncias morfométricas e distância filogenética entre as espécies. Uma Análise de Variância Multivariada Permutacional, foi realizada para avaliar a relação entre fatores ecológicos (grupo alimentar e bioma), e a morfologia da cabeça e mandíbulas, bem como a relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbula. A hipótese de modularidade não foi suportada para a cabeça (coeficiente RV=0,98; proporção=0,5428), no entanto, para as mandíbulas direita e esquerda a hipótese foi corroborada (coeficiente RV=0,39 e proporção=0,0277; coeficiente RV=0,29 e proporção=0,0266, respectivamente). Para a cabeça, a ausência de modularidade pode estar relacionada ao tipo de defesa exercida pelos soldados de Syntermitinae: por serem soldados de defesa mista, o nasus age de forma coordenada com as mandíbulas e, dessa forma, as duas regiões estariam sujeitas às mesmas pressões seletivas. Já a análise feita para as mandíbulas direita e esquerda, indicou a existência de módulos constituídos pelas regiões apical e côndilo-mandibular. A região côndilo-mandibular se mantém mais estável ao longo do desenvolvimento do operário em soldado, no entanto a região apical varia mais em forma após a diferenciação e essa variação é diferente conforme as espécies. Foi observado que a filogenia explica parte da variação da morfologia da cabeça ($r=0,3456$; $p<0,001$), mas não explica a variação da forma das mandíbulas. Os fatores ecológicos, grupo alimentar e bioma, também não foram capazes de explicar a morfologia da cabeça e mandíbulas. A morfologia da cabeça está relacionada ao tipo de mandíbula ($p<0,001$). Em Syntermitinae, espécies filogeneticamente distantes possuem forma da cabeça semelhante, o que indica convergência. A forma das mandíbulas, portanto, está ligada a função exercida por elas e não a filogenia do grupo. O grupo alimentar não influencia a forma da cabeça e mandíbulas dos soldados, no entanto pode influenciar na morfologia dos operários, já que estes são responsáveis pelo forrageio. Além disso fatores como, predação e competição podem estar relacionados a variação da morfologia do grupo.

Palavras-chave: Cupins, Módulos, Filogenia, Grupo alimentar, Bioma.

ABSTRACT

The subfamily Syntermitinae (Blattaria: Isoptera) presents great diversity in the morphology of its members, ranging from soldiers with short nasus and robust and straight mandible, to soldiers with long nasus and narrow and curved mandibles. Faced with this morphological diversity and lack of studies related to the morphometry of the group, this study aimed to analyze whether there is integration and modularity between the structures that make up the cephalic defense apparatus of Syntermitinae, as well as to analyze if there is a correlation between morphology and phylogeny, besides investigating whether the shape of these apparatuses is influenced by some ecological factor and if the morphology of the head is related to the type of mandible. For the head in lateral view, the presence of two modules was tested: the nasal region and the region of insertion of the mandible. For the right and left mandibles, two modules were tested: the apical and condylar-molar regions. The modularity hypotheses were tested using the Escoufier RV coefficient. To determine the correlation between the head and mandible form with the phylogeny of the group, the Mantel test was used between the matrices of morphometric distances and phylogenetic distance between the species. A Permutational Multivariate Variance Analysis was performed to evaluate the relationship between ecological factors (food group and biome), morphology of the head and mandibles, as well as the relationship between head morphology and mandible type. However, for the right and left mandibles, the hypothesis was corroborated (RV coefficient=0.39 and ratio=0.0277, RV coefficient=0.29 and ratio=0.0266, respectively). For the head, the absence of modularity may be related to the type of defense exerted by the soldiers of Syntermitinae: because they are soldiers of mixed defense, nasus acts in a coordinated way with the mandibles and, therefore, the two regions would be subject to the same selective pressures. The analysis carried out for the right and left mandibles, indicated the existence of modules constituted by the apical and condyle-mandibular regions. The condyle-mandibular region remains more stable throughout the worker's development in soldier. However, the apical region varies more in shape after the differentiation and this variation is different according to the species. It was observed that the phylogeny explains part of the variation of the head morphology ($r=0.3456$; $p<0.001$), but does not explain the variation of the mandible shape. The ecological factors, food group and biome, were also not able to explain the morphology of the head and mandibles. The morphology of the head is related to the type of mandible ($p<0.001$). In Syntermitinae, phylogenetically distant species have similar headform, which indicates convergence. The shape of the mandibles, therefore, is linked to the function exerted by them and not to the phylogeny of the group. The food group does not influence the shape of the heads and mandibles of the soldiers. However, it can influence the morphology of the workers, since they are responsible for the foraging. In addition factors such as predation and competition may be related to variation of group morphology.

Keywords: Termites, Modules, Phylogeny, Food group, Biome.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1- Esquema representativo dos marcos anatômicos empregados na cabeça e mandíbulas dos soldados de Syntermitinae. A) Syntermes grandis; B) Procornitermes araujoi e C) Rhynchotermes diphyes; me= mandíbula esquerda e md= mandíbula direita. 14
- Figura 2- Diagramas de adjacência utilizados na construção das hipóteses de modularidade. A) Cabeça: em azul, módulo do nasus e em vermelho, módulo de inserção da mandíbula; B) Mandíbula direita: em azul, módulo apical, em vermelho, módulo côndilo-molar; C) Mandíbula esquerda: em vermelho, módulo apical e em azul, módulo côndilo-molar..... 17
- Figura 3- Gráficos com vetores de mudança da forma da cabeça, extraídos da PCA. A) Primeiro componente representando a variação do comprimento do nasus e da região de inserção da mandíbula; B) Segundo componente representando a variação na inclinação do nasus. 20
- Figura 4- Representação da forma da cabeça das espécies de Syntermitinae, no morfoespaço. 21
- Figura 5- Gráficos com vetores de mudança da forma da mandíbula direita, extraídos da PCA. A) Primeiro componente representando a curvatura da mandíbula e a posição do ápice do primeiro dente marginal em relação ao ápice da mandíbula; B) Segundo componente representando a variação na espessura da base da mandíbula. 22
- Figura 6- Representação da forma da mandíbula direita no morfoespaço, para as espécies de Syntermitinae..... 23
- Figura 7- Gráficos com vetores de mudança da forma da mandíbula esquerda, extraídos da PCA. A) Primeiro componente representando a curvatura da mandíbula e a posição do ápice do primeiro dente marginal em relação ao ápice da mandíbula; B) Segundo componente representando a variação na espessura da base da mandíbula. 24
- Figura 8- Representação da forma da mandíbula esquerda no morfoespaço, para as espécies de Syntermitinae. 24
- Figura 9- Representação da forma da cabeça das espécies no morfoespaço e os tipos de mandíbulas..... 28

LISTA DE TABELAS

Tabela 1- Lista de espécies de Syntermitinae, com seus respectivos números de lote, número de espécimes utilizados para cada espécie e estruturas analisadas.....	11
Tabela 2- Lista de espécies de Syntermitinae, com seus respectivos números de lote, número de espécimes utilizados para cada espécie e estruturas analisadas. (Continuação).....	123
Tabela 3- Descrição dos marcos anatômicos da cabeça em vista lateral e das mandíbulas direita e esquerda em vista dorsal.....	139
Tabela 4- Resultados da Análise de Variância Multivariada Permutacional, entre as matrizes morfológicas da cabeça e mandíbulas direita e esquerda e grupos alimentares (ceifador, intermediário e humívoro).....	26
Tabela 5- Resultados da Análise de Variância Multivariada Permutacional, entre as matrizes morfológicas da cabeça e mandíbulas direita e esquerda e biomas (Amazônia e Cerrado).	27
Tabela 6- Resultados da Análise de Variância Multivariada Permutacional, entre a matriz morfológica da cabeça e tipo de mandíbulas (esmagadora, perfurante e cortante).	27

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Isoptera.....	1
1.2 Defesa em Isoptera.....	3
1.3 Defesa em Syntermitinae	4
1.4 Relações filogenéticas de Syntermitinae	5
1.5 Integração morfológica e modularidade	6
1.6 Integração morfológica	7
1.7 Modularidade	8
1.8 Morfometria	8
2. OBJETIVOS	9
2.1 Objetivos específicos	9
3. MATERIAS E MÉTODOS	11
3.1 Coleta de dados	11
3.2 Marcos anatômicos	12
3.2 Determinação do morfoespaço	15
3.3 Hipóteses de Modularidade	15
3.4 Correlação entre morfologia e filogenia	17
3.5 Relação entre morfologia e fatores ecológicos	18
3.6 Relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbula.....	18
4.1 Determinação do morfoespaço	20
4.2 Integração e modularidade morfológica	25
4.3 Correlação entre morfologia e filogenia	25
4.4 Relação entre morfologia e fatores ecológicos	26
4.5 Relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbulas	27
5. DISCUSSÃO	29
5.1 Determinação do morfoespaço	29
5.2 Integração e modularidade morfológica	30
5.3 Correlação entre morfologia, filogenia e fatores ecológicos	31
5.4 Relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbulas	32
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	33
7. REFERÊNCIAS	34
8. APÊNDICE – A	41

1. INTRODUÇÃO

1.1 Isoptera

Cupins são insetos pertencentes a ordem Blattaria e a infraordem Isoptera, predominantemente encontrados em ecossistemas tropicais e subtropicais (KRISHNA, 1969; KRISHNA *et al.*, 2013). Assim como alguns himenópteros, todos os cupins são eussociais, isto é, existe divisão do trabalho reprodutivo, cuidado cooperativo com os jovens e há sobreposição de gerações (NORWAK; TARNITA; WILSON, 2010; WILSON, 1971). Em Hymenoptera, a eussocialidade pode ser determinada pela natureza haplodiploide dos indivíduos, em que machos são haploides e fêmeas são diploides (HAMILTON, 1964, NORWAK; TARNITA; WILSON, 2010). No entanto, em cupins todos os representantes são diploides e a eussocialidade pode ser determinada pela ecologia e biologia desses indivíduos (KRISHNA *et al.*, 2013; NORWAK; TARNITA; WILSON, 2010; THORNE, 1997).

Existem 3151 espécies conhecidas e 358 gêneros (CONSTANTINO, 2016), que estão distribuídos em nove famílias, sendo elas: Archotermopsidae, Hodotermitidae, Kalotermitidae, Mastotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae, Stolotermitidae, Stylotermitidae e Termitidae (CONSTANTINO, 2016; ENGEL; GRIMALDI; KRISHNA, 2009; ENGEL, 2011; KRISHNA *et al.*, 2013). Dentre as famílias citadas, Termitidae é a mais diversa e mais abundante, a qual compreende cerca de 70% das espécies de cupins existentes (CONSTANTINO, 2016). Termitidae, divide-se em oito subfamílias, das quais quatro estão presentes na região Neotropical: Apicotermittinae, Termitinae, Nasutitermitinae e Syntermitinae (CONSTANTINO, 2016; ENGEL, 2011; KRISHNA *et al.*, 2013).

Embora a maioria das pessoas conheçam os cupins como pragas responsáveis por causarem danos aos centros urbanos (CONSTANTINO, 2002), apenas uma pequena parcela das espécies são consideradas ameaças (KRISHNA *et al.*, 2013). Cupins alimentam-se de uma variedade de materiais vegetais, incluindo madeira morta, serapilheira, gramíneas, líquens, húmus e fungos (LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007; KRISHNA, 1969; MIURA; MATSUMOTO, 1997). Dessa forma, podem ser classificados quanto ao hábito alimentar em: geófagos ou humívoros, intermediários, ceifadores, xilófagos, especializados e cultivadores de fungos (DESOUZA; BROWN, 1994; EGLETON *et al.* 1995, CONSTANTINO, 2015).

Por estarem presentes na bioreciclagem da lignocelulose, são responsáveis por modificações físicas e químicas nos solos, sendo considerados essenciais para ciclagem de nutrientes (OHKUMA, 2003). Além disso, apresentam um papel importante na manutenção da biodiversidade, pois seus ninhos servem como abrigo e fonte alimentar para outras espécies de animais, incluindo outras espécies de cupins (KORB, 2008).

A maioria das espécies possui indivíduos morfologicamente e funcionalmente distintos agrupados em castas: reprodutores, operários e soldados (KRISHNA, 1969; KRISHNA *et al.*, 2013). Os reprodutores, rei e rainha, encontram um local para fundação e construção de uma nova colônia, reproduzem e cuidam dos primeiros indivíduos da colônia (KRISHNA, 1969; KRISHNA *et al.*, 2013; THORNE *et al.*, 2003). Operários e soldados compõem a casta estéril, onde os operários realizam o forrageio, cuidam dos ovos e dos juvenis, constroem e mantêm o ninho, enquanto os soldados são responsáveis exclusivamente pela defesa da colônia (KRISHNA, 1969; KRISHNA *et al.*, 2013; THORNE *et al.*, 2003). Os soldados possuem diferentes estratégias defensivas, variando de acordo com as espécies, e essas estratégias juntamente com a estrutura do ninho e técnicas de forrageio garantem a sobrevivência da colônia (NOIROT; DARLINGTON, 2000; CUNHA *et al.*, 2015).

Os ninhos dos cupins são construídos com material fecal, saliva, partículas de solo e madeira (NOIROT; DARLINGTON, 2000). Inicialmente, os ninhos foram classificados em cinco tipos, existindo entre eles formas intermediárias (NOIROT, 1970). Foram classificados como: a) ninho dentro da madeira; b) ninho subterrâneo; c) ninho epígeo; d) ninho arborícola; e) ninho inquilino (NOIROT, 1970). Com base nessa classificação inicial dos tipos de ninho e em informações relacionadas ao hábito alimentar dos cupins, seis diferentes tipos de vida, foram estabelecidos para esses insetos, sendo eles: 1) cupins de madeira seca, que habitam um tronco de madeira seca e consomem somente este recurso; 2) cupins de madeira úmida, que habitam troncos úmidos e consomem somente a madeira do tronco onde vivem; 3) cupins intermediários, que habitam tanto madeira quanto constroem galerias no solo, consumindo outros materiais vegetais além daqueles no qual habitam; 4) cupins arborícolas, que constroem seus ninhos em árvores com galerias cobertas, para consumirem outros materiais vegetais no solo e em outros troncos; 5) cupins subterrâneos, que constroem ninhos subterrâneos ou epígeos, com galerias que permitem o forrageio de madeira e outros materiais vegetais e, 6) cupins húmívoros, que constroem ninhos epígeos ou subterrâneos para o consumo de húmus (Abe, 1984).

1.2 Defesa em Isoptera

A defesa contra predadores é mais eficiente quando ocorre em grupo e, por isso, especializações defensivas evoluíram várias vezes em insetos eussociais (QUENETTE, 1990). Em espécies de formigas e cupins as defesas são variáveis (STEINER *et al.* 2007), e a construção de ninhos está entre uma das principais estratégias empregadas juntamente com adaptações morfológicas e comportamentais, que variam de acordo com o inimigo, garantindo assim uma maior sobrevivência de tais indivíduos (HERMANN, 1984; SHORTER; RUEPPEL, 2012).

Em sistemas ecológicos, cupins representam uma importante fonte alimentar devido a sua grande biomassa e, portanto, são predados por diversos animais como pássaros, primatas, anfíbios, roedores e, principalmente, formigas (EGGLETON *et al.* 1996; SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008). Em função disso, o sucesso evolutivo dos cupins se deu principalmente devido ao desenvolvimento de uma casta exclusivamente especializada na defesa da colônia, os soldados (BOURGUIGNON *et al.* 2009).

Os mecanismos de defesa utilizados pelos soldados, têm sido classificados quanto a estrutura funcional e a natureza química de suas substâncias (DELIGNE; QUENNEDEY; BLUM, 1981; PRESTWICH, 1984; SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008). Estes mecanismos podem ser arranjados em quatro grupos: defesa fragmótica, mandibular, salivar e frontal (DELIGNE; QUENNEDEY; BLUM, 1981). Em seguida estas categorias foram agrupadas em defesa mecânica e química de acordo com a morfologia e comportamento dos soldados (PRESTWICH, 1984).

De acordo com a classificação proposta por Prestwich (1984), a defesa mecânica poderia ser realizada através de fragmose e/ou o uso de mandíbulas que podem ser do tipo esmagadoras, cortantes, perfurantes, vestigiais e estalantes (tanto simétricas, quanto assimétricas). Soldados com defesa fragmótica, possuem mandíbulas curtas, cabeça cilíndrica e rostro esclerotizado, que são utilizados para tampar as entradas das galerias (PRESTWICH, 1984). As mandíbulas esmagadoras, são serrilhadas e robustas, típicas de soldados lentos e que se encontram em menores quantidades na colônia (PRESTWICH, 1984). Mandíbulas cortantes, são utilizadas em combinação com substâncias químicas e são mais longas, finas e retas (PRESTWICH, 1984). As perfurantes, são finas e curvadas para dentro (PRESTWICH, 1984). As mandíbulas vestigiais, apresentam pequenas pontas e sua função foi perdida. Por fim, as mandíbulas estalantes simétricas e assimétricas, funcionam através do armazenamento de energia

que é liberada para golpear intrusos no ninho (PRESTWICH, 1984). Nas mandíbulas simétricas, o golpe é liberado para ambos os lados, enquanto que nas assimétricas, é liberado somente para o lado esquerdo (PRESTWICH, 1984).

A defesa química está ligada a glândulas, glândula frontal e salivar, por exemplo, que produzem substâncias das mais variadas composições (NOIROT, 1969; DELIGNE; QUENNEDEY; BLUM, 1981; SPANTON; PRESTWICH, 1982). A glândula frontal é um órgão cefálico não pareado que pode estender até a cavidade abdominal, ou estar restrita somente a cápsula cefálica e é responsável pela síntese e armazenamento dessas substâncias de defesa (NOIROT, 1969; DELIGNE; QUENNEDEY; BLUM, 1981; SPANTON; PRESTWICH, 1982). A glândula salivar é um órgão cefálico pareado que também pode se estender até o abdômen, a qual pode ser rompida durante esforços mandibulares excessivos (NOIROT, 1969; DELIGNE; QUENNEDEY; BLUM, 1981). As substâncias produzidas pelas glândulas variam de acordo com a natureza química, estrutura molecular e propriedades físicas (SPANTON; PRESTWICH, 1982). Estas podem fazer parte dos grupos dos terpenóides, podem ser derivadas do acetato, aminoácidos entre outros (SPANTON; PRESTWICH, 1982).

Em um estudo mais recente, foram propostos grupos, de acordo com a morfologia e estratégias empregadas pelos cupins (SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008). A partir das análises foi possível observar uma divisão quanto a forma da cabeça dos soldados, em que alguns cupins possuem um nasus alongado e os outros possuem nasus curto (SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008). Ainda nesta revisão foi possível identificar tipos de defesa que não estavam totalmente relacionados a morfologia, como por exemplo, espécies que usam a defesa fragmótica mas não possuem o rostro esclerotizado e convexo (SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008). Além dessa característica outras se mostraram plásticas dentro dos grupos propostos por Prestwich (1984), demonstrando que existe uma grande variação morfológica dentro e entre os grupos (SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008).

1.3 Defesa em Syntermitinae

As espécies de Syntermitinae possuem defesa mista, ou seja, além da defesa mecânica, possuem também a defesa química, onde soldados de diversos gêneros têm mandíbulas bem desenvolvidas e um tubo frontal (nasus) de tamanho variável, com abertura ampla, ligado a uma glândula na cabeça responsável por produzir substâncias

que podem ser tóxicas, irritantes, repelentes, podem atuar como veneno de contato ou agentes imobilizantes (CONSTANTINO; CARVALHO, 2011; PRESTWICH, 1984; SOBOTNÍK; JIROSOVÁ; HANUS, 2010).

Nesta subfamília, a glândula frontal dos soldados está restrita a uma pequena porção da região cefálica, é saculiforme e encontra-se rodeada por músculos intrínsecos (SANTOS; COSTA-LEONARDO; SERRÃO, 2005). Estes músculos adutores não se ligam à cutícula e são responsáveis pelo fechamento das mandíbulas que contraem a glândula para a expulsão das substâncias defensivas (NOIROT, 1969). Todas essas estruturas morfológicas presentes na cabeça dos soldados, como glândula frontal, nasus, mandíbulas, juntamente com o clipeo e labro, constituem o aparato cefálico de defesa em Syntermitinae.

1.4 Relações filogenéticas de Syntermitinae

A subfamília Syntermitinae compreende um grupo de 103 espécies, distribuídas em 18 gêneros de cupins Neotropicais (CONSTANTINO, 2016; ROCHA *et al.*, 2017), dos quais 16 desses gêneros ocorrem no Cerrado (CONSTANTINO, 2015; ROCHA *et al.*, 2017). Os representantes desta subfamília, faziam parte da subfamília Nasutitermitinae, a qual era representada por dois grupos distintos: os “nasutos mandibulados” e os “nasutos verdadeiros” (AHMAD, 1950; HARE, 1937;). Soldados “nasutos mandibulados” possuem nasus: tubo frontal ligado a uma glândula frontal na cabeça, de tamanhos variados com um poro amplo no ápice e mandíbulas funcionais. Enquanto soldados “nasutos verdadeiros”, possuem tubo frontal longo, porém as mandíbulas são vestigiais.

Inicialmente, os “nasutos mandibulados” foram considerados uma linhagem basal de Nasutitermitinae, na qual “nasutos verdadeiros” teriam evoluído a partir dos “nasutos mandibulados”, ocorrendo um desenvolvimento do nasus e regressão das mandíbulas (HARE, 1937; MILLER, 1986). No entanto, estudos subsequentes demonstraram uma independência evolutiva entre esses dois grupos, apontando assim uma origem difilética para a subfamília, em que o nasus teria surgido duas vezes na história evolutiva do grupo (INWARD; VOGLER; EGGLETON, 2007; OKHUMA *et al.*, 2004).

Posteriormente, quatro dos gêneros de “nasutos mandibulados” (*Cornitermes*, *Procornitermes*, *Labioterme*s e *Syntermes*), foram transferidos para uma nova

subfamília denominada Syntermitinae (ENGEL; KRISHNA, 2004). Mais recentemente, outros gêneros de nasutos mandibulados foram colocados em Syntermitinae (CONSTANTINO; CARVALHO, 2011).

Em Syntermitinae, todas as espécies que possuíam tubo frontal longo excedendo o clipeo e mandíbulas bem desenvolvidas eram incluídas no gênero *Armitermes* (CONSTANTINO; CARVALHO, 2011). Mais tarde as espécies pertencentes a este grupo foram distribuídas em outros gêneros: *Cahualitermes*, *Curvitermes*, *Cyrelliotermes*, *Embiratermes*, *Rhynchotermes* e *Paracurvitermes* (CONSTANTINO; CARVALHO, 2011; ROCHA; CANCELLO; CARRIJO, 2012).

Em um estudo baseado em caracteres morfológicos, cujo objetivo foi testar a monofilia do gênero *Armitermes* de Syntermitinae, a subfamília foi reconhecida como um grupo natural e três novos gêneros foram propostos (*Mapinguaritermes*, *Silvestritermes* e *Uncitermes*) (ROCHA; CANCELLO; CARRIJO, 2012). Ainda de acordo com Rocha e colaboradores (2012), dentre os gêneros de Syntermitinae, pode-se obter três grupos monofiléticos bem suportados: o grupo composto por *Macuxitermes*, *Noirotitermes* e *Acangaobitermes*; o grupo *Paracurvitermes*, *Cyrelliotermes*, *Curvitermes*, *Silvestritermes*; e *Cahualitermes*, *Cornitermes*, *Labiatermes*, *Procornitermes* e *Syntermes*.

Recentemente, uma nova análise envolvendo dados morfológicos e moleculares foi proposta para a subfamília. Nesta análise, os gêneros *Armitermes*, *Procornitermes*, *Embiratermes* e *Ibitermes* aparecem como parafiléticos (ROCHA *et al.*, 2017). Ainda neste estudo, *Genuotermes spinifer*, um gênero originalmente classificado como um membro da subfamília Termitinae, aparece dentro da subfamília Syntermitinae, sugerindo uma nova classificação para o gênero, já que este compartilha algumas características semelhantes a membros de Syntermitinae (ROCHA *et al.*, 2017).

1.5 Integração morfológica e modularidade

Organismos são reconhecidos como um conjunto de partes facilmente identificáveis. Partes que são individualizadas de acordo com seu desenvolvimento, estrutura e função e possuem uma certa independência umas das outras (KLINGENBERG, 2008). No entanto, as partes são integradas e coordenadas no organismo como um todo e a independência entre essas partes não ocorre de fato (CHEVERUD, 1982; KLINGENBERG, 2008; OLSON; MILLER, 1958)

A ideia de que havia uma integração entre as partes de um organismo foi cunhada por naturalistas como Georgie Cuvier e Charles Darwin desde o século XIX (MAYR, 1982). Mas foi na década de 50, que Olson e Miller (1958), desenvolveram o conceito de integração morfológica, destacando que certos subconjuntos de características poderiam covariar fortemente, enquanto que outros subconjuntos mostravam somente uma fraca associação e que essa associação resultava diretamente de causas funcionais ou de desenvolvimento.

Mais tarde, outro conceito de integração morfológica foi desenvolvido por Berg (1960), que denominou como “plêiades de correlação” subconjuntos integrados de caracteres, utilizando como exemplo plantas polinizadas por insetos. Berg (1960) percebeu que estas plantas apresentavam um padrão em que características reprodutivas e características vegetativas formavam subconjuntos integrados. Dentro de cada subconjunto as características eram fortemente correlacionadas e entre os subconjuntos esta correlação se mantinha fraca, constituindo o que atualmente se conhece como “módulos” (WAGNER; PAVLICEV; CHEVERUD, 2007).

1.6 Integração morfológica

Integração morfológica ocorre quando diferentes características morfológicas tendem a variar conjuntamente a partir de interações provenientes de processos biológicos (KLINGENBERG, 2014). O grau de integração, pode ser inferido a partir de dados de covariação entre caracteres morfológicos (KLINGENBERG, 2014). Integração pode ser observada em diferentes níveis de acordo com os processos que geraram a variação das características (KLINGENBERG, 2014). Dentre os níveis de integração destacam-se: integração ontogenética, desenvolvimental, funcional, genética e evolutiva (KLINGENBERG, 2014).

Na integração ontogenética, a variação das características é analisada em um estágio ontogenético, onde a integração tende a ser forte devido ao fato das partes de um organismo mudarem de forma concomitantemente ao longo de um mesmo estágio ontogenético (KLINGENBERG, 2008; 2013; 2014). Integração desenvolvimental, é decorrente de interações que ocorrem entre processos desenvolvimentais que formam diferentes características (KLINGENBERG, 2008; 2013; 2014). Integração funcional, ocorre quando há uma interação entre partes que exercem a mesma função (KLINGENBERG, 2008; 2013; 2014). Integração genética é mediada por interações

gênicas, que agem sobre os mesmos caracteres (KLINGENBERG, 2008; 2013; 2014). Por fim, a integração evolutiva está associada a covariação de características, que sofreram as mesmas mudanças evolutivas, originadas de processos como seleção, mutação ou deriva genética (KLINGENBERG, 2008; 2013; 2014).

1.7 Modularidade

A integração morfológica não é totalmente uniforme em um organismo inteiro, ou seja, grupos de caracteres são totalmente integrados entre si, mas possuem fraca integração com outros grupos de caracteres. Esses grupos fortemente integrados constituem os módulos (KLINGENBERG, 2009). A modularidade, portanto, se resume a forte integração dentro dos módulos e pouca ou nenhuma integração entre os módulos.

Assim como para integração morfológica, dados morfológicos têm sido usados para definir módulos genético, desenvolvimental, evolutivo e funcional. A modularidade desenvolvimental ocorre devido a integração entre características que estão sofrendo influência dos mesmos processos desenvolvimentais (HALLGRIMSOON *et al.*, 2007). Modularidade genética está relacionada ao efeito comum de genes sobre características (WAGNER; ALTENBERG, 1996). Devido ao fato de processos desenvolvimentais serem responsáveis pela variação na expressão gênica, a modularidade desenvolvimental e genética estão relacionadas (WAGNER; ALTENBERG, 1996). A modularidade funcional, ocorre quando características interagem juntamente para desempenhar determinada função (KLINGENBERG, 2008). A modularidade evolutiva ocorre quando diferentes características estão associadas em decorrência dos mesmos processos evolutivos (KLINGENBERG, 2008).

1.8 Morfometria

Várias técnicas analíticas têm sido abordadas com intuito de estudar integração morfológica e modularidade (KLINGEMBERG, 2008; MAGWENE, 2001; VISCOSI; CARDINI, 2011). Dentre elas tem-se destacado a morfometria, que se refere ao estudo estatístico das variações na forma e no tamanho e como estas variáveis se relacionam (MONTEIRO; REIS, 1999; MORAES, 2003). A morfometria pode ser classificada em morfometria tradicional e morfometria geométrica.

A morfometria tradicional, estuda a variação e covariação de medidas de distâncias lineares, como comprimentos, larguras, ângulos, calculados entre pontos

anatomicamente homólogos (ROHLF; MARCUS, 1993; MORAES, 2003). Este método apresenta alguns problemas, pois não descreve a forma do organismo como um todo e não leva em consideração o padrão de localização dos pontos no espaço, impossibilitando a representação gráfica da forma da espécie estudada (MORAES, 2003).

A morfometria geométrica, por outro lado, é capaz de descrever e localizar as regiões onde ocorrem as mudanças na forma da espécie estudada e representar graficamente onde estas mudanças ocorrem (MORAES, 2003). Esta técnica se baseia em pontos de referência, denominados marcos anatômicos ou *landmarks* (FORNEL; CORDEIRO- ESTRELA, 2012; MORAES, 2003). Estes marcos anatômicos são pontos homólogos que se repetem ao longo das espécies em estudo (FORNEL; CORDEIRO- ESTRELA, 2012; MORAES, 2003).

Os marcos anatômicos podem ser definidos como homólogos quando estes têm a mesma origem evolutiva, isto é, a estrutura deve ser herdada de um mesmo ancestral; quando possuem a mesma origem ontogenética, em que a estrutura no adulto tem seu desenvolvimento a partir das mesmas células no embrião; ou quando tem a mesma topologia, ou seja, estão posicionados no mesmo lugar em uma estrutura maior (FORNEL; CORDEIRO- ESTRELA, 2012).

2. OBJETIVOS

A subfamília Syntermitinae, apresenta uma grande diversidade quanto a morfologia de seus membros, que varia desde soldados com nasus curto e mandíbulas robustas e retas, a soldados com nasus bem longo e mandíbulas estreitas e curvadas. Frente a essa diversidade morfológica e escassez de estudos relacionados a morfometria do grupo, surge a necessidade de trabalhar integração e modularidade nos aparatos de defesa dos soldados.

2.1 Objetivos específicos

1. Descrever o morfoespaço ocupado pela forma da cabeça e mandíbulas dos soldados de Syntermitinae, por meio de análises de componentes principais;
2. Testar se existe modularidade na cabeça e nas mandíbulas dos soldados;
3. Testar se as variações morfológicas estão correlacionadas a filogenia do grupo;

4. Avaliar se a morfologia da cabeça e formato das mandíbulas estão relacionados a fatores ecológicos;
5. Avaliar se a morfologia da cabeça está relacionada ao tipo de mandíbula presente nos soldados.

3. MATERIAS E MÉTODOS

3.1 Coleta de dados

Neste trabalho foram utilizadas 29 espécies de soldados de cupins, pertencentes a subfamília Syntermitinae. A princípio, seriam utilizados três espécimes para representar cada espécie da subfamília, no entanto, esta quantidade não estava disponível para todos os exemplares. Além disso, para algumas espécies somente dados referentes a cabeça foram possíveis de serem coletados, já que as mandíbulas destas não podiam ser removidas. Algumas espécies foram coletadas no Parque Estadual do Rio Preto, localizado na Cadeia do Espinhaço, na porção meridional (18°0,7'04.4" S e 043°20'40.4" W) e em Perdões, MG (21°0,6'49,4" S e 45°0,6'42,6" W). As demais espécies utilizadas foram provenientes da coleção de Isoptera, do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZUSP) (Tabela 1).

Para coleta dos dados morfométricos referentes ao aparato cefálico de defesa, as cabeças dos soldados foram removidas do restante do corpo com o auxílio de pinças entomológicas. Para obtenção das imagens digitais, as cabeças foram posicionadas em uma placa de Petri lateralmente sob um microscópio estereoscópico (Leica EZ4). As fotos foram obtidas a partir de uma câmera fotográfica (Canon DS126491). As mandíbulas direita e esquerda, foram removidas da cabeça e fotografadas em posição dorsal.

Tabela 1- Lista de espécies de Syntermitinae, com seus respectivos números de lote, número de espécimes utilizados para cada espécie e estruturas analisadas.

Espécies	MZUSP Lot nº	Nº espécimes	Cabeça	Mandíbulas
<i>Armitermes spininotus</i>	24420	1	Sim	Sim
<i>Cahualitermes intermedius</i>	15463	1	Sim	Não
<i>Cornitermes snyderi</i>	*	3	Sim	Sim
<i>Cornitermes bequaerti</i>	*	3	Sim	Sim
<i>Curvitermes odontognathus</i>	20700	1	Sim	Sim
<i>Cyrtillitermes strictinatus</i>	6181	3	Sim	Sim
<i>Embiratermes brevinasus</i>	24424	3	Sim	Sim
<i>Embiratermes festivellus</i>	12535	3	Sim	Sim
<i>Embiratermes heterotypus</i>	24427	2	Sim	Não
<i>Embiratermes ignotus</i>	20739	2	Sim	Sim
<i>Embiratermes neotenicus</i>	12996	2	Sim	Sim
<i>Embiratermes silvestrii</i>	24428	3	Sim	Sim

(Continuação)

Tabela 1- Lista de espécies de Syntermitinae, com seus respectivos números de lote, número de espécimes utilizados para cada espécie e estruturas analisadas. (Continuação)

Espécies	MZUSP Lot nº	Nº espécimes	Cabeça	Mandíbulas
<i>Genuotermes spinifer</i>	126433	1	Sim	Sim
<i>Labiotermes brevilabius</i>	**	3	Sim	Sim
<i>Labiotermes labralis</i>	14771	1	Sim	Sim
<i>Mapinguaritermes peruanos</i>	12751	3	Sim	Sim
<i>Noirotitermes noiroti</i>	*	1	Sim	Sim
<i>Procornitermes araujo</i>	23828	1	Sim	Sim
<i>Procornitermes lespesii</i>	24431	3	Sim	Sim
<i>Procornitermes triacifer</i>	9557	3	Sim	Sim
<i>Rhynchotermes dyphies</i>	*	3	Sim	Sim
<i>Rhynchotermes nasutissimus</i>	4112	3	Sim	Sim
<i>Rhynchotermes perarmatus</i>	22892	2	Sim	Não
<i>Silvestritermes euamignathus</i>	7289	3	Sim	Sim
<i>Syntermes crassilabium</i>	21044	2	Sim	Não
<i>Syntermes grandis</i>	1799	2	Sim	Sim
<i>Syntermes molestus</i>	14716	3	Sim	Sim
<i>Syntermes peruanus</i>	21148	1	Sim	Sim
<i>Syntermes spinosus</i>	14739	1	Sim	Não

*Espécies coletadas no Parque Estadual do Rio Preto, MG.

**Espécie coletada em Perdões, MG.

3.2 Marcos anatômicos

Foram estabelecidos 10 marcos anatômicos para a vista lateral da cabeça e 9 para as mandíbulas direita e esquerda (Tabela 2 e Figura 1). Esses marcos foram escolhidos com base na topologia, de modo a abranger o maior número de pontos comuns a todas as espécies, que determine a forma da cabeça e das mandíbulas (ver Apêndice A, para imagem de todas as espécies).

Os marcos anatômicos foram obtidos na mesma ordem em cada imagem, através do *software* TPSDig2 versão 2.26 (ROHLF, 2016). Através do *software* TPSUtil versão 1.74 (ROHLF, 2017), os arquivos em formato TPS, foram transformados em arquivos NTS, em que um fator escala foi aplicado, com intuito de converter as coordenadas em unidades de *pixels* para milímetros e possibilitar que as configurações dos marcos anatômicos estejam na mesma escala para todos os espécimes.

Os marcos anatômicos foram importados ao programa MorphoJ versão 1.06d (KLINGENBERG, 2011), onde foi empregada a sobreposição ou superposição de Procrustes (Generalized Procruste Analysis- GPA). O método de sobreposição de

Procrustes tem como objetivo remover os efeitos de tamanho, orientação e posição, extraindo assim somente informações sobre a forma dos dados analisados (BOOKSTEIN, 1991; MONTEIRO; REIS, 1999; MORAES, 2003). Este método consiste no alinhamento de duas ou mais configurações em relação à forma média da amostra que é calculado por meio da soma dos quadrados das distâncias entre pontos correspondentes analisados (BOOKSTEIN, 1991; ROHLF, 1999; MORAES, 2003).

Tabela 2- Descrição dos marcos anatômicos da cabeça em vista lateral e das mandíbulas direita e esquerda em vista dorsal.

Descrição dos marcos anatômicos		
Cabeça	Marco 1	Margem do clipeo
	Marco 2	Inserção do <i>nasus</i>
	Marco 3	Margem ventral do ápice do <i>nasus</i>
	Marco 4	Ápice do <i>nasus</i>
	Marco 5	Margem dorsal do ápice do <i>nasus</i>
	Marco 6	Base do <i>nasus</i>
	Marco 7	Porção posterior da cabeça
	Marco 8	Porção ventral da cabeça
	Marco 9	Margem ântero- ventral da inserção da mandíbula
	Marco 10	Margem mediana da inserção da mandíbula
Mandíbulas	Marco 1	Côndilo externo
	Marco 2	Côndilo interno
	Marco 3	Base da mandíbula
	Marco 4	Base anterior do primeiro dente marginal
	Marco 5	Ápice do primeiro dente marginal
	Marco 6	Base posterior do primeiro dente marginal
	Marco 7	Ápice da mandíbula
	Marco 8	Margem externa proximal da mandíbula
	Marco 9	Margem externa distal da mandíbula

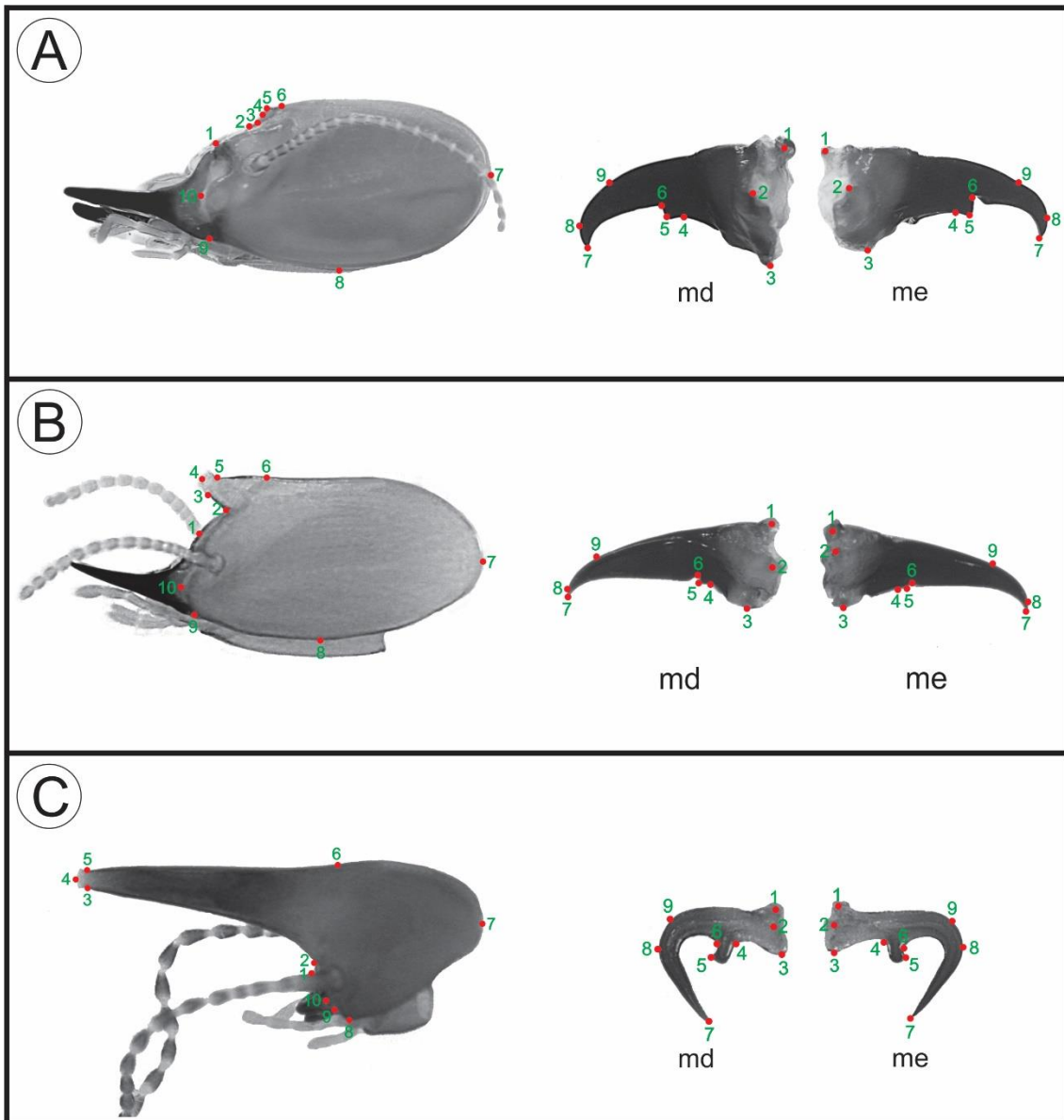


Figura 1- Esquema representativo dos marcos anatômicos empregados na cabeça e mandíbulas dos soldados de Syntermitinae. A) *Syntermes grandis*; B) *Procornitermes araujo* e C) *Rhynchotermes diphyes*; me= mandíbula esquerda e md= mandíbula direita.

3.2 Determinação do morfoespaço

A partir das coordenadas obtidas na superimposição de Procrustes para cabeça e mandíbulas, foi gerada uma matriz de covariância a qual foi empregada em uma Análise de Componentes Principais (PCA). Esta análise foi utilizada para descrever o morfoespaço “ocupado” pelas espécies, representando a variação na forma da cabeça e mandíbulas de *Syntermitinae*.

Através da PCA, é possível reduzir um espaço multidimensional em dimensões menores, que explicarão a maior parte da variância dos dados (JOLLIFFE, 2002). O primeiro componente representa a maior variância possível, o segundo componente a próxima maior variância e assim sucessivamente (JOLLIFFE, 2002). Neste trabalho tanto para a cabeça, quanto para as mandíbulas, foram utilizados apenas os dois primeiros componentes. Esta análise foi realizada no MorphoJ versão 1.06d (KLINGENBERG, 2011).

3.3 Hipóteses de Modularidade

Com base nos vetores de mudança da forma, resultantes da PCA, foram delimitados módulos, para a cabeça e mandíbulas das espécies. Para a cabeça dois módulos correspondentes a região do nasus e uma região, que neste estudo foi chamada de região de inserção das mandíbulas, foram estabelecidos. Para as mandíbulas também foram delimitados dois módulos que representam a região apical e a região côndilo-mandibular. Esses módulos, foram delimitados utilizando a matriz de adjacência, que foi construída com base na adjacência de tecidos (Figura 2).

As hipóteses de modularidade foram testadas utilizando o programa MorphoJ versão 1.06d (KLINGENBERG, 2011), com base na matriz de covariância das coordenadas de Procrustes, levando-se em consideração o coeficiente RV de Escoufier (ESCOUFIER, 1973), o qual, mede a força de associação entre dois conjuntos de variáveis. Este coeficiente, representa a razão entre as covariâncias das coordenadas entre os módulos e dentro dos módulos. O coeficiente RV possui valores que variam entre 0 e 1. Ele é zero quando toda covariância entre os dois conjuntos de variáveis é zero, o que indica que os dois conjuntos de variáveis são completamente não correlacionados um com o outro (KLINGENBERG, 2009). Se o coeficiente RV for igual a um, significa que a covariância entre os dois conjuntos de variáveis é um,

indicando que estes conjuntos estão totalmente correlacionados e consequentemente não existe a presença de módulos (KLINGENBERG, 2009).

Em alguns estudos, para quantificar a covariação entre conjuntos de marcos anatômicos foi utilizada a correlação de traço (HOOPER, 1959; MARDIA; KENT; BIBBY, 1979; KLINGENBERG; ZAKLAN, 2000; KLINGENBERG; MEBUS; AUFFRAY, 2003; KLINGENBERG; LEAMY; CHEVERUD, 2004), no entanto, essa medida de associação se mostra indesejável, pois exibe valores de correlação espúrios, quando a amostra é pequena (KLINGENBERG, 2009). Dessa forma, o coeficiente RV, foi escolhido como a medida de associação nesse estudo, devido ao fato de fornecer valores de correlação mais confiáveis, além de ser uma ferramenta de fácil utilização, oferecida pelo MorphoJ.

Para testar estatisticamente a significância da covariação entre os subconjuntos de marcos anatômicos estabelecidos, um teste de permutação foi aplicado (KLINGENBERG, 2009). Para simular a hipótese nula de independência completa entre os subconjuntos de marcos anatômicos, permutações aleatórias são realizadas, de modo que qualquer grau de associação gerado entre eles é devido ao acaso (KLINGENBERG, 2009). Neste estudo, o teste foi realizado com o maior número de permutações possíveis. Durante as rodadas de permutação, as medidas de covariação geradas, são comparadas com a covariação original dos dados (KLINGENBERG, 2009). O valor da proporção gerado a partir da comparação entre as medidas de covariação, representa o nível de significância do teste (KLINGENBERG, 2009).

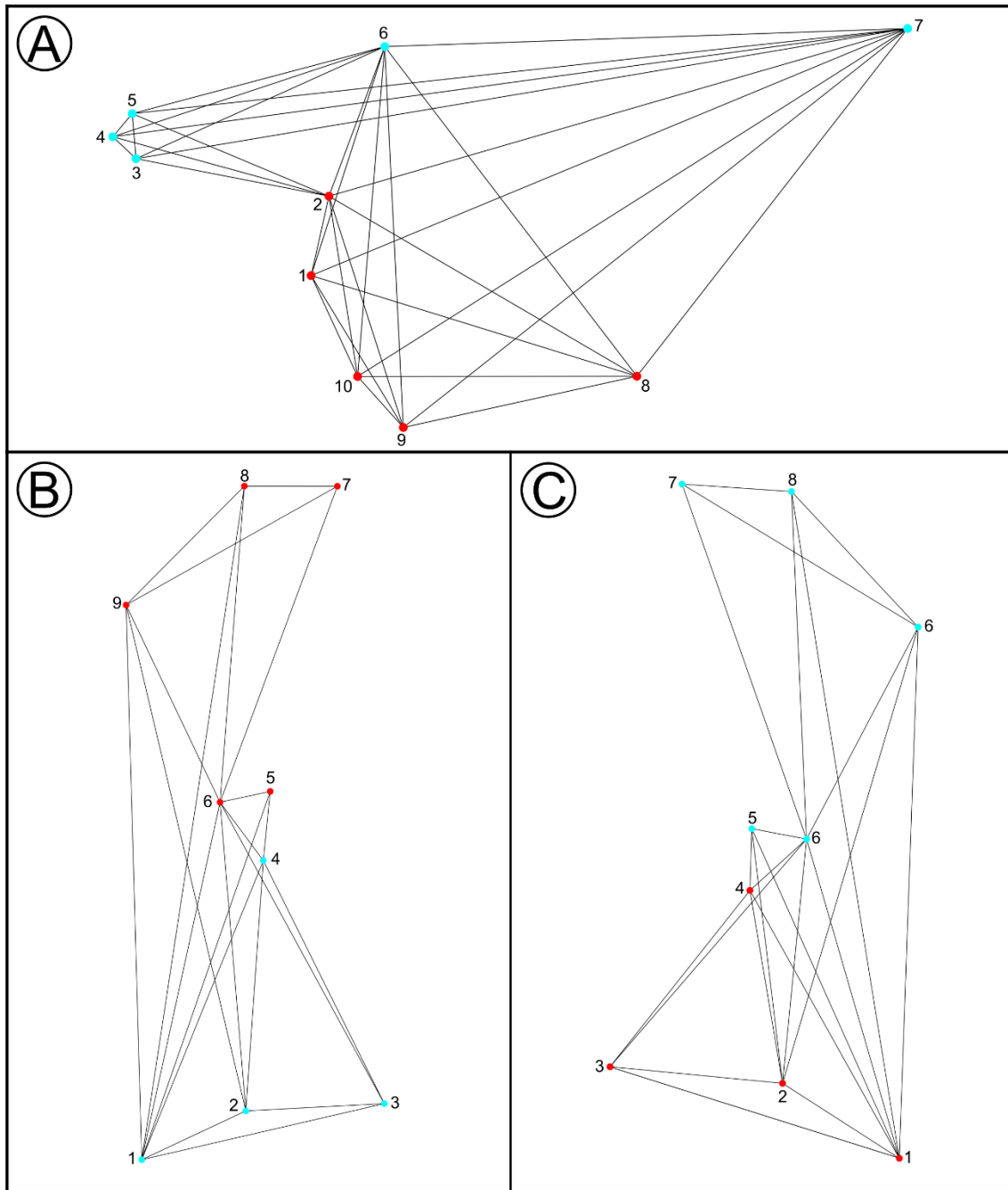


Figura 2- Diagramas de adjacência utilizados na construção das hipóteses de modularidade. A) Cabeça: em azul, módulo do nasus e em vermelho, módulo de inserção da mandíbula; B) Mandíbula direita: em azul, módulo apical, em vermelho, módulo côndilo-molar; C) Mandíbula esquerda: em vermelho, módulo apical e em azul, módulo côndilo-molar.

3.4 Correlação entre morfologia e filogenia

Para a estimativa da correlação entre a matriz de distância morfológica e a distância filogenética, para a morfologia da cabeça e das mandíbulas, foi empregado o teste de Mantel (MANTEL, 1967), com índice de correlação de Pearson ao nível de significância de 5%, utilizando o pacote vegan v. 2.3-5 (OKSAEN *et al.*, 2016), através

do software R v. 3.1.2 (R CORE TEAM, 2014). Para avaliar a significância do teste de Mantel, foi aplicado o método de Monte Carlo, com 1000 permutações aleatórias (HAMMERSELEY; HANDSCOMB, 1964).

O teste foi realizado utilizando-se a matriz de distância morfológica, baseada em distância euclidiana, com coordenadas de Procrustes, que foram comparadas com as distâncias filogenéticas, obtidas através da topologia de três árvores propostas por Rocha e colaboradores (2017): filogenia 1- dados morfológicos e genes COII e 16S r DNA; filogenia 2- genes COI, COII, 16S r DNA e Cytb; e filogenia 3- genes COII e 16S r DNA. Foram utilizadas as três filogenias, devido ao fato do posicionamento de algumas espécies ser diferente entre as árvores. Além do teste realizado com as topologias, foi feita a comparação entre a matriz de distância morfológica e a matriz de distância genética.

3.5 Relação entre morfologia e fatores ecológicos

Uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (ANDERSON, 2001), foi realizada para avaliar a relação entre fatores ecológicos e a morfologia da cabeça e mandíbulas. Essa análise permitiu verificar se fatores como o grupo alimentar (ceifador, húmido ou intermediário) e bioma (Amazônia ou Cerrado), tem algum efeito sobre a variação da forma da cabeça e mandíbulas de cupins.

Hábitos alimentares e o tipo de bioma no qual espécies estão inseridas, podem estar relacionados a diversificação na morfologia dos cupins, dessa forma, é interessante investigar a influência desses fatores sobre as espécies. Para realização da análise, o grupo alimentar e o bioma em que as espécies estão inseridas, foram levantados a partir da literatura (Tabela 3). Foi encontrado dados referentes ao grupo alimentar para 28 das 29 espécies estudadas, apenas *Cahualitermes intermedius* ficou fora dessa análise. Para o bioma, foram analisados dados referentes a 20 espécies, já que as demais estavam inseridas em mais de um bioma ao mesmo tempo. Esta análise foi conduzida, utilizando o pacote vegan versão 2.3-5, através do *software* R (R CORE TEAM, 2014).

3.6 Relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbula

Além da Análise de Variância Multivariada Permutacional, realizada com fatores ecológicos, foi feita uma análise para avaliar a relação entre a forma da cabeça e o tipo de mandíbula (cortante, perfurante ou esmagadora). Os dados referentes ao tipo

de mandíbula, foram levantados a partir da literatura (Tabela 3). Esta análise foi conduzida, utilizando o pacote vegan versão 2.3-5, através do *software* R (R CORE TEAM, 2014).

Tabela 3- Espécies de Syntermitinae, com seus respectivos biomas, grupo alimentar e tipo de mandíbula.

Espécie	Bioma	Grupo alimentar	Tipo de mandíbula
<i>Armitermes spininotus</i>	Cerrado	Intermediário	Perfurante
<i>Cahualitermes intermedius</i>	X	X	Cortante
<i>Cornitermes bequaerti</i>	X	Ceifador	Cortante
<i>Cornitermes snyderi</i>	Cerrado	Ceifador	Cortante
<i>Curvitermes odontognathus</i>	X	Humívoro	Perfurante
<i>Cyrtillitermes strictinatus</i>	Cerrado	Humívoro	Perfurante
<i>Embiratermes brevinasus</i>	Amazônia	Humívoro	Esmagadora
<i>Embiratermes festivelus</i>	Cerrado	Humívoro	Perfurante
<i>Embiratermes heterotypus</i>	Cerrado	Humívoro	Esmagadora
<i>Embiratermes ignotus</i>	Amazônia	Intermediário	Esmagadora
<i>Embiratermes neotenicus</i>	Amazônia	Intermediário	Perfurante
<i>Embiratermes silvestri</i>	Amazônia	Intermediário	Esmagadora
<i>Genuotermes spinifer</i>	X	Humívoro	Cortante
<i>Labiatermes brevilabius</i>	Cerrado	Humívoro	Esmagadora
<i>Labiatermes labralis</i>	Amazônia	Humívoro	Cortante
<i>Mapinguaritermes peruanus</i>	Amazônia	Humívoro	Perfurante
<i>Noirotitermes noiroti</i>	X	Humívoro	Perfurante
<i>Procornitermes araujoi</i>	Cerrado	Intermediário	Cortante
<i>Procornitermes lespesii</i>	Cerrado	Intermediário	Cortante
<i>Procornitermes triacifer</i>	Cerrado	Intermediário	Cortante
<i>Rhynchotermes diphyes</i>	Cerrado	Ceifador	Perfurante
<i>Rhynchotermes nasutissimus</i>	Cerrado	Ceifador	Perfurante
<i>Rhynchotermes perarmatus</i>	X	Ceifador	Perfurante
<i>Silvestritermes euamignathus</i>	Cerrado	Intermediário	Perfurante
<i>Syntermes crassilabium</i>	Amazônia	Ceifador	Esmagadora
<i>Syntermes grandis</i>	X	Ceifador	Esmagadora
<i>Syntermes molestus</i>	X	Ceifador	Cortante
<i>Syntermes peruanus</i>	X	Ceifador	Esmagadora
<i>Syntermes spinosus</i>	Amazônia	Ceifador	Esmagadora

4. RESULTADOS

4.1 Determinação do morfoespaço

Através da análise de componentes principais, foi possível observar a variação morfológica do aparato cefálico dos soldados da subfamília Syntermitinae. Para a cabeça em vista lateral, os dois primeiros eixos, PC1 e PC2, explicam mais de 92% da variação total, com o PC1 explicando 89% da variação e PC2 explicando 3%. O primeiro componente principal corresponde, principalmente, a variação no comprimento do nasus e da região mandibular, enquanto que o segundo componente representa a variação na inclinação do nasus (Figura 3). A posição das espécies no morfoespaço, está representada na Figura 4.

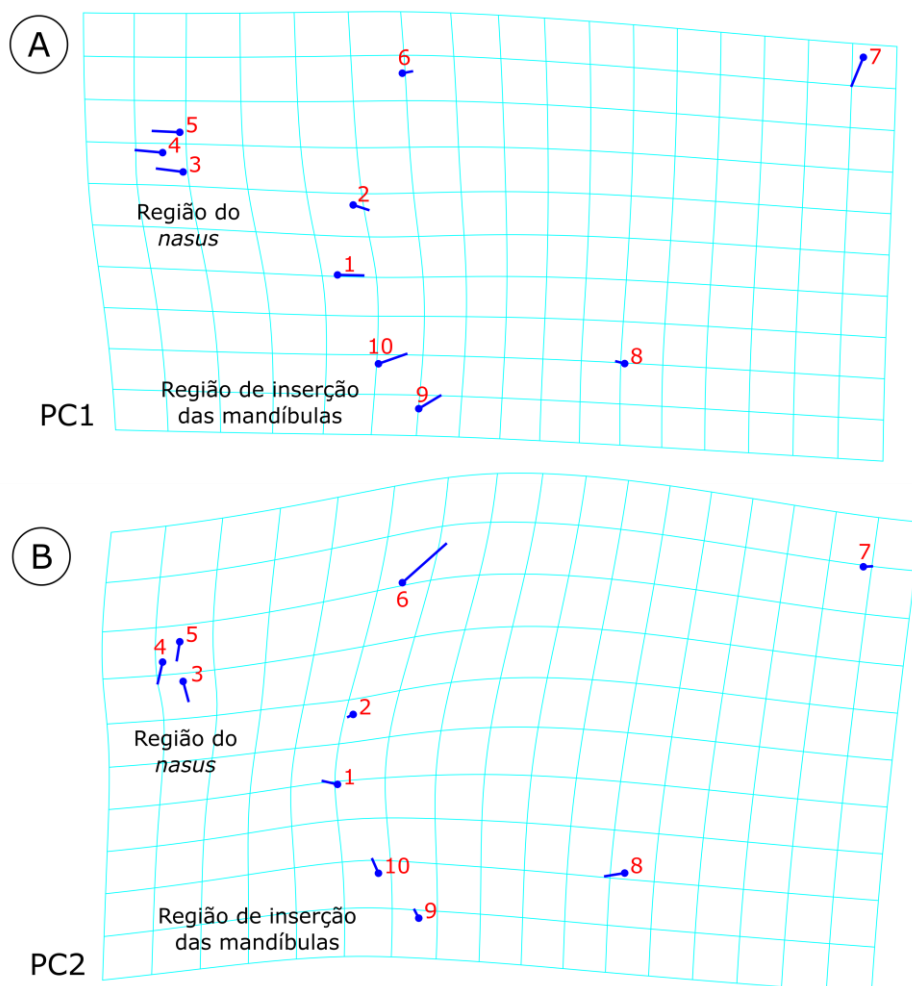


Figura 3- Gráficos com vetores de mudança da forma da cabeça, extraídos da PCA. A) Primeiro componente representando a variação do comprimento do nasus e da região de inserção da mandíbula; B) Segundo componente representando a variação na inclinação do nasus.

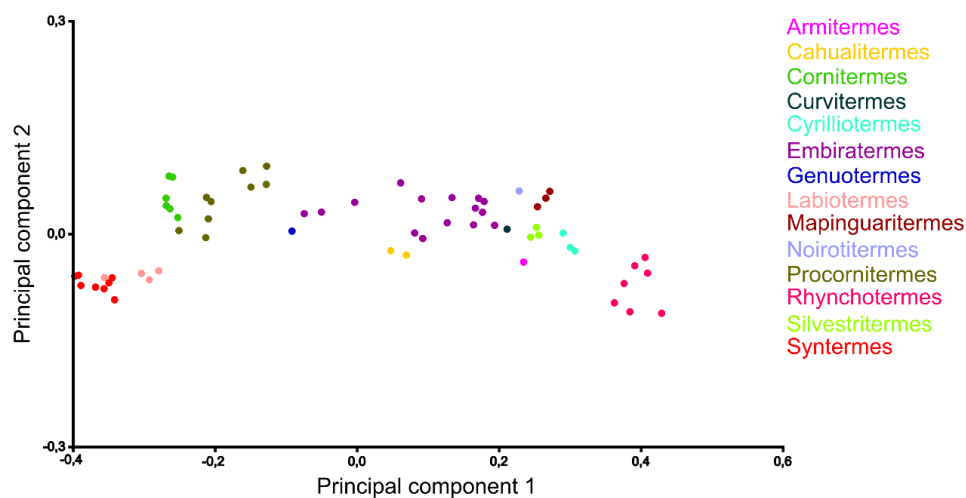


Figura 4- Representação da forma da cabeça das espécies de Syntermitinae, no morfoespaço.

Para a mandíbula direita, os dois primeiros eixos, PC1 e PC2, explicam 67% da variação total na morfologia, com o PC1 explicando 43% da variação e PC2 explicando 24%. O primeiro componente principal está associado a variação na curvatura da mandíbula e a posição do ápice do primeiro dente marginal em relação ao ápice da mandíbula, enquanto que o segundo componente representa a variação na espessura da base da mandíbula (Figura 5). A posição das espécies no morfoespaço, está representada na Figura 6.

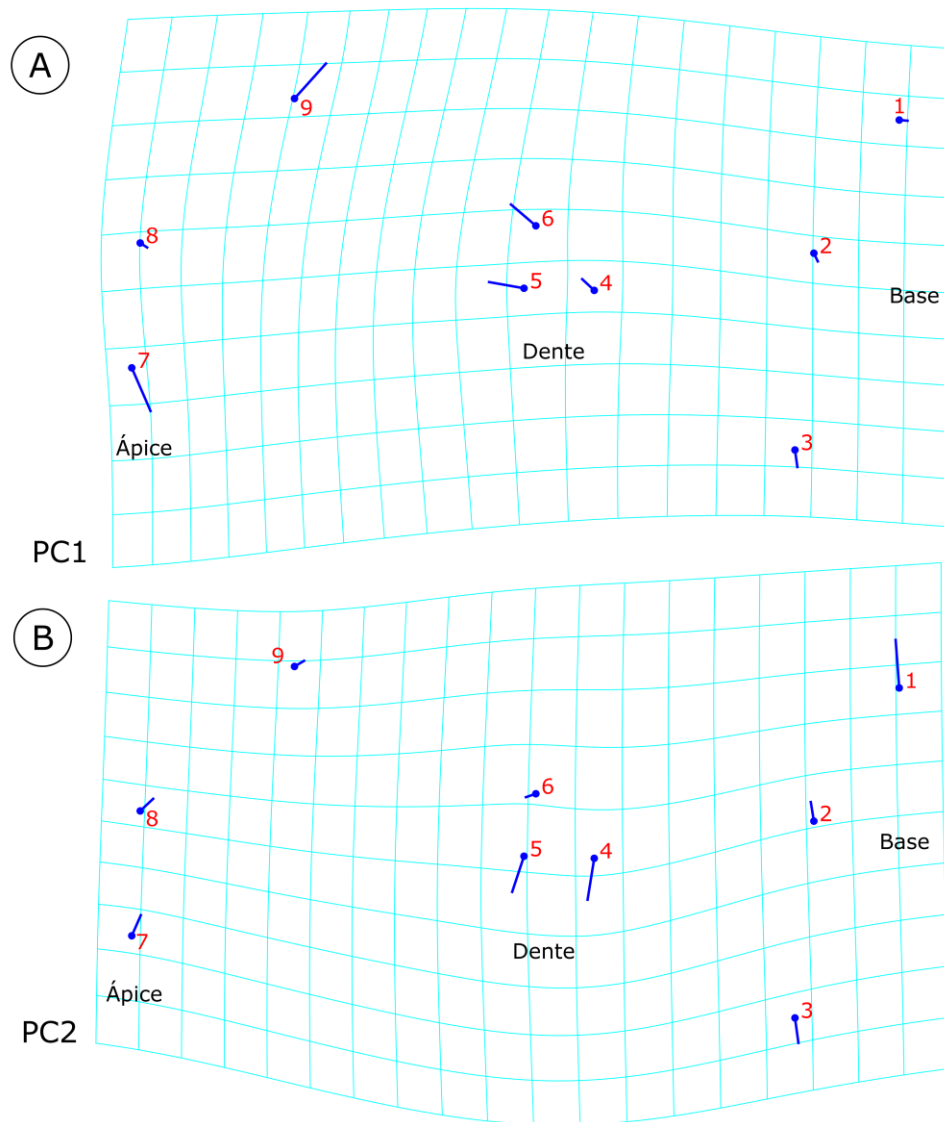


Figura 5- Gráficos com vetores de mudança da forma da mandíbula direita, extraídos da PCA. A) Primeiro componente representando a curvatura da mandíbula e a posição do ápice do primeiro dente marginal em relação ao ápice da mandíbula; B) Segundo componente representando a variação na espessura da base da mandíbula.

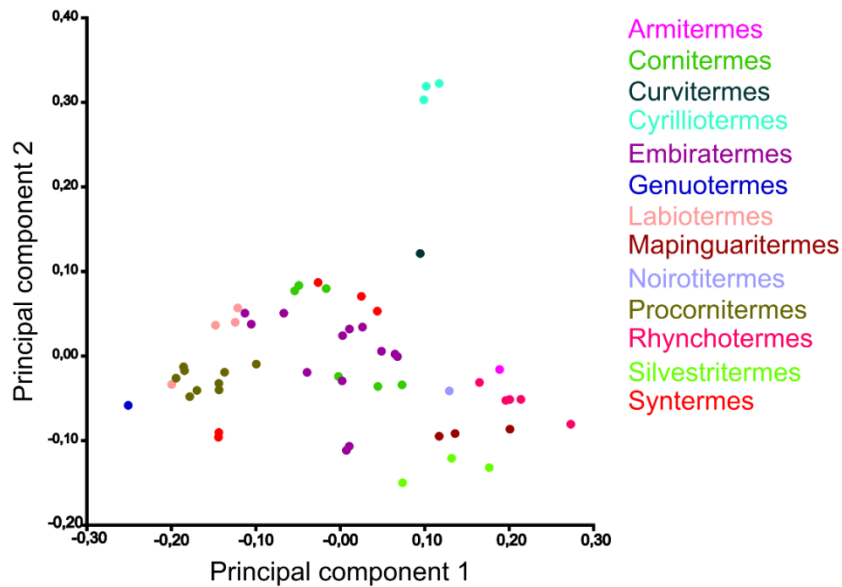


Figura 6- Representação da forma da mandíbula direita no morfoespaço, para as espécies de Syntermitinae.

Da mesma forma, para a mandíbula esquerda, o primeiro componente principal representa a variação na curvatura da mandíbula e a movimentação do ápice do primeiro dente marginal em direção ao ápice da mandíbula, enquanto que o segundo componente representa a variação na espessura da base da mandíbula (Figura 7). No entanto, os dois primeiros eixos, PC1 e PC2, explicam 63% da variação total, com o PC1 explicando 41% da variação e PC2 explicando 22%. A posição das espécies no morfoespaço, está representada na Figura 8.

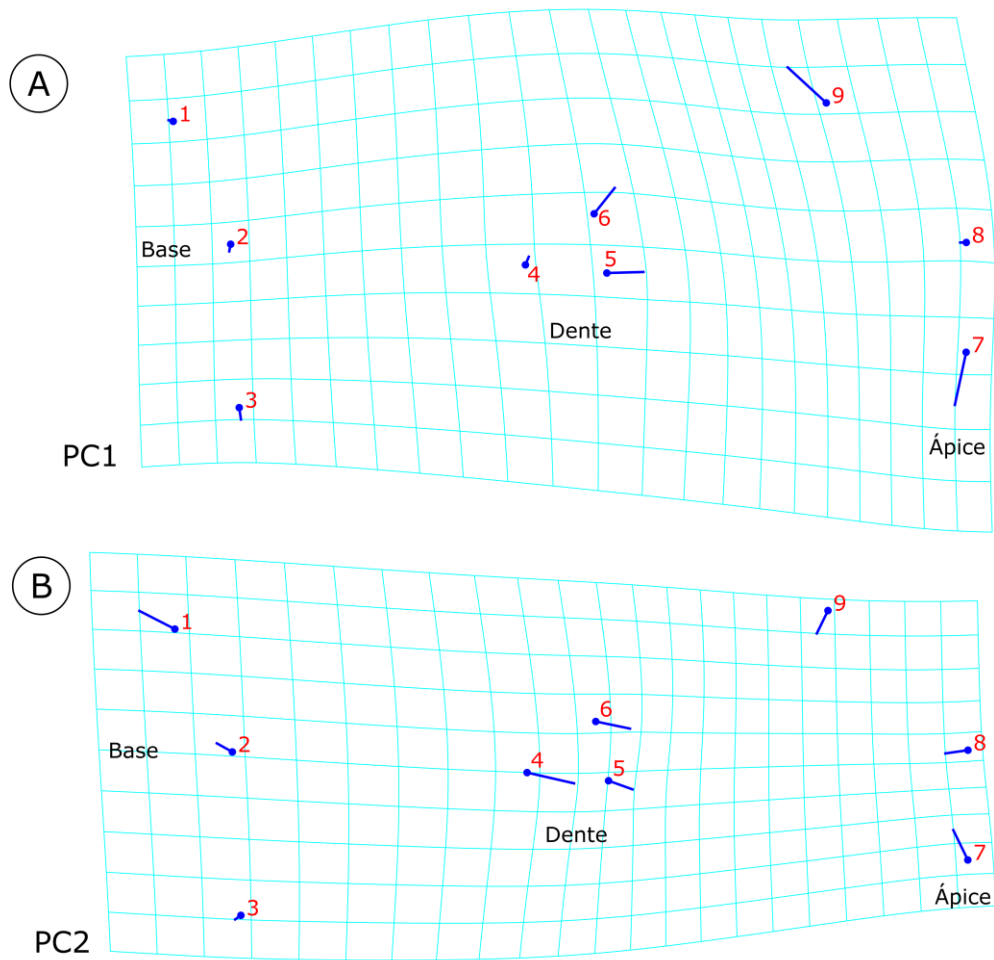


Figura 7- Gráficos com vetores de mudança da forma da mandíbula esquerda, extraídos da PCA. A) Primeiro componente representando a curvatura da mandíbula e a posição do ápice do primeiro dente marginal em relação ao ápice da mandíbula; B) Segundo componente representando a variação na espessura da base da mandíbula.

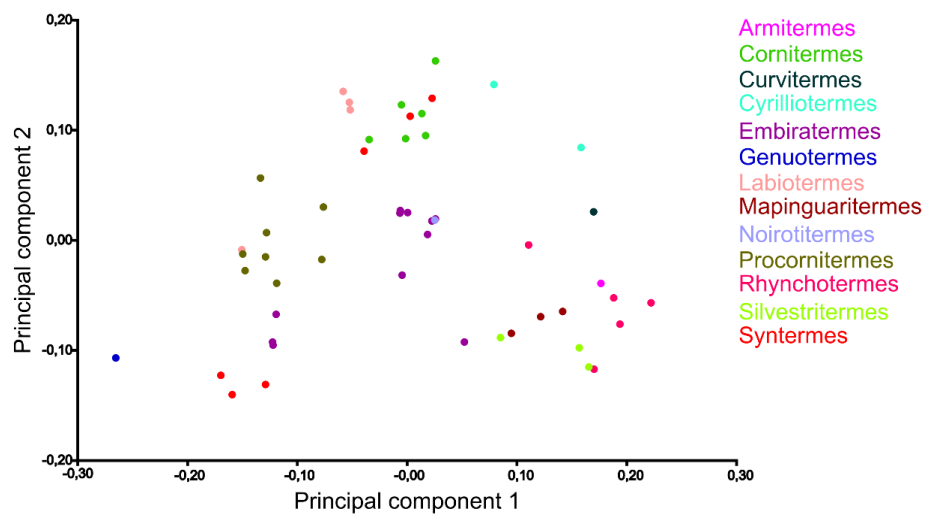


Figura 8- Representação da forma da mandíbula esquerda no morfoespaço, para as espécies de Syntermitinae.

4.2 Integração e modularidade morfológica

Para a cabeça, levando-se em consideração a covariação entre os módulos hipotetizados da região do nasus e da região de inserção das mandíbulas, comparados com partições alternativas de marcos anatômicos, a hipótese de modularidade não foi suportada (coeficiente RV = 0,98; proporção = 0,5428).

No entanto, para as mandíbulas direita e esquerda, onde os módulos entre a região apical e a região côndilo-molar foram hipotetizados e a covariação entre eles e as partições alternativas dos marcos anatômicos foram comparadas, a hipótese de modularidade foi corroborada. Para a mandíbula direita (coeficiente RV = 0,39; proporção = 0,0277) e a esquerda (coeficiente RV = 0,29; proporção = 0,0266).

4.3 Correlação entre morfologia e filogenia

De acordo com o teste de correlação de Mantel, levando-se em consideração a topologia da árvore morfológica e molecular com as sequências COII e 16S rDNA, foi verificada correlação significativa entre a morfologia da cabeça e a distância filogenética ($r = 0,2297$; $p = 0,001$).

Para as mandíbulas direita e esquerda ($r = 0,0401$ e $p = 0,4026$; $r = 0,0032$ e $p = 0,4957$, respectivamente), a correlação entre as matrizes não foi significativa, demonstrando que a distância morfológica neste caso não pode ser explicada pela distância filogenética.

Para a topologia da árvore molecular com as sequências dos genes COI, COII, 16S rDNA e Cytb, a forma da cabeça dos soldados está correlacionada a distância filogenética ($r = 0,2481$; $p = 0,0005$). Para as mandíbulas direita e esquerda ($r = 0,2242$ e $p = 0,1329$; $r = 0,1556$ e $p = 0,3004$, respectivamente), a correlação entre as matrizes não foi significativa.

O teste de Mantel, para topologia da árvore molecular com os genes COII e 16S rDNA, também foi significativo para a cabeça ($r = 0,2831$; $p = 0,0003$), mas não para as mandíbulas direita e esquerda ($r = 0,1612$ e $p = 0,1771$; $r = 0,2749$ e $p = 0,0568$), demonstrando que a distância morfológica não está correlacionada com a distância filogenética.

Assim como para o teste utilizando as topologias das árvores de Syntermitinae, o teste realizado com a matriz de distância genética, apresentou resultados semelhantes.

Para a cabeça, houve correlação significativa entre a morfologia da cabeça e a distância filogenética ($r = 0,3456$; $p < 0,001$), enquanto que para as mandíbulas direita e esquerda a distância morfológica não está correlacionada com a distância filogenética ($r = -0,0788$ e $p = 0,7166$; $r = -0,0949$ e $p = 0,7803$, respectivamente).

4.4 Relação entre morfologia e fatores ecológicos

Através da Análise de Variância Multivariada Permutacional, verificou-se que os fatores grupo alimentar e bioma, não explicam a variação da forma da cabeça e das mandíbulas. Para o grupo alimentar e a morfologia da cabeça e das mandíbulas direita e esquerda a análise não foi significativa ($p = 0,1826$, $p = 0,941$; $p = 0,1475$, respectivamente) (Tabela 3). Sendo que o grupo alimentar explica apenas 5,4% da forma da cabeça e 1,7% e 5,7% da forma das mandíbulas direita e esquerda, respectivamente. Para o bioma, a cabeça e as mandíbulas direita e esquerda também apresentaram resultados não significativos ($p = 0,2474$; $p = 0,236$ e $p = 1$, respectivamente), em que apenas (10%; 1,3% e 2,9%) das formas da cabeça e mandíbulas direita e esquerda, são explicadas, respectivamente (Tabela 4).

Tabela 2- Resultados da Análise de Variância Multivariada Permutacional, entre as matrizes morfológicas da cabeça e mandíbulas direita e esquerda e grupos alimentares (ceifador, intermediário e humívoro).

		GL**	Soma do Quadrados	Quadrados Médios	F	r ²	p
Cabeça	GA*	2	0.2646	0.132323	16.989	0.05445	0.1826
	Resíduos	59	45.954	0.077888		0.94555	
	Total	61	48.600			100.000	
Mandíbula direita	GA*	2	1.9394e + 23	9.6969e + 22	0.45962	0.01737	0.941
	Resíduos	32	1.0971e + 25	2.1098e + 23		0.98263	
	Total	54	1.1164e + 25			100.000	
Mandíbula esquerda	GA*	2	0.09737	0.48687	1.484	0.05711	0.1475
	Resíduos	49	1.607.060	0.32808		0.94289	
	Total	51	170.498			100.000	

*Grupo alimentar; **Graus de liberdade.

Tabela 3- Resultados da Análise de Variância Multivariada Permutacional, entre as matrizes morfológicas da cabeça e mandíbulas direita e esquerda e biomas (Amazônia e Cerrado).

		GL**	Soma dos Quadrados	Quadrados Médios	F	r ²	p
Cabeça	Bi*	1	1.2956e + 23	1.2956e + 23	21.973	0.10879	0.2474
	Resíduos	18	1.0613e + 24	5.8964e + 22		0.89121	
	Total	19	1.19009e + 24			100000	
Mandíbula direita	Bi*	1	1.6470e + 23	1.6470e + 23	2,5696	0.013838	0.236
	Resíduos	16	1.0255e + 24	6.4096e + 22		0.86162	
	Total	17	1.19002e + 24			100000	
Mandíbula esquerda	Bi*	1	6.8752e + 23	6.8752e + 23	0.45705	0.02957	1
	Resíduos	15	2.2564e + 25	1.5043e + 24		0.97043	
	Total	16	2.3251e + 25			100000	

*Bioma; **Graus de liberdade.

4.5 Relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbulas

Para a análise comparando a matriz morfológica da cabeça e tipo de mandíbulas, os resultados foram significativos (Tabela 5), indicando que a forma da cabeça está relacionada ao tipo de mandíbula ($p < 0,001$) e que o tipo de mandíbula, explica aproximadamente 43% da forma da cabeça. A figura 9 representa a posição das espécies no morfoespaço, de acordo com a forma da cabeça e o tipo de mandíbula.

Tabela 4- Resultados da Análise de Variância Multivariada Permutacional, entre a matriz morfológica da cabeça e tipo de mandíbulas (esmagadora, perfurante e cortante).

	GL*	Soma dos Quadrados	Quadrado Médio	F	r ²	p
Mandíbulas	2	2,1401	1,07007	23,837	0,43869	9.999e - 05
Resíduos	61	2,7384	0,04489		0,56131	
Total	63	4,8785			1,00000	

*Graus de liberdade.

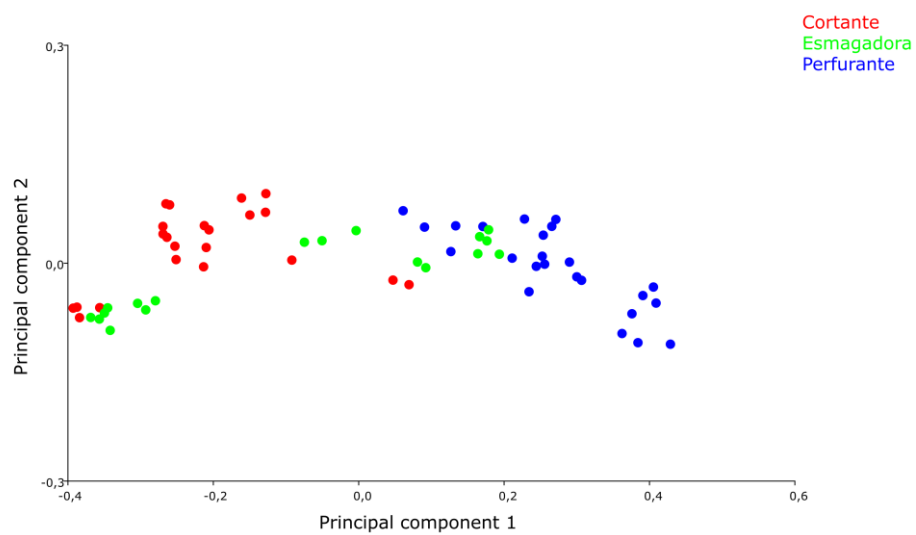


Figura 9- Representação da forma da cabeça das espécies no morfoespaço e os tipos de mandíbulas.

5. DISCUSSÃO

5.1 Determinação do morfoespaço

Através dos resultados obtidos da PCA, realizada com dados referentes a cabeça, foi possível observar que o comprimento do nasus e uma aproximação da região de inserção das mandíbulas com a base posterior da cabeça, se destacaram como a principal variação na morfologia dos soldados de Syntermitinae, em que alguns gêneros possuem nasus que não ultrapassa a base das mandíbulas e o comprimento da cabeça é maior do que a largura, como *Syntermes*, enquanto outros possuem nasus que ultrapassa a base das mandíbulas e o comprimento da cabeça é menor ou igual a largura, como *Rhynchotermes*. Em combinação a variação no comprimento do nasus e da região de inserção das mandíbulas, o nasus, também apresentou uma pequena variação quanto a inclinação.

De acordo com alguns trabalhos, outra característica que varia na subfamília conforme a morfologia do grupo, é a composição e liberação das substâncias empregadas na defesa química (PRESTWICH, 1984; SOBOTNÍK; JIROSOVÁ; HANUS, 2010). Em Syntermitinae, as secreções da glândula frontal geralmente são compostas de mono- e sesquiterpenos, hidrocarbonetos, lactonas macrocíclicas e compostos aromáticos, que podem agir como substâncias tóxicas ou irritantes, principalmente contra formigas (PRESTWICH, 1984; SOBOTNÍK; JIROSOVÁ; HANUS, 2010). A viscosidade dessas secreções e comprimento e diâmetro do tubo, determinam a velocidade com que este líquido será liberado (BRUNETTI, 2008; FOX; MCDONALD; PRITCHARD, 2006), ou seja, quanto maior o comprimento, maior a viscosidade e menor o diâmetro maior será a resistência que o líquido deverá superar para atravessar o tubo, portanto será mais lenta a sua liberação. Em *Armitermes* e *Rhynchotermes*, por exemplo, cujo o nasus é longo, este agiria como um “conta-gotas”, aumentando o controle do animal sobre a quantidade de substância expelida. Esse mecanismo seria mais efetivo quando o soldado está em contato direto com o predador.

Para as mandíbulas direita e esquerda, a principal variação na morfologia diz respeito a curvatura da mandíbula e posição do primeiro dente marginal. A espécie *Genuotermes spinifer* tem suas mandíbulas praticamente retas, com primeiro dente marginal perpendicular ao ápice, o que determina o tipo de defesa cortante. Em contrapartida, o gênero *Rhynchotermes*, que possui mandíbulas do tipo perfurante,

aparece como o gênero com a mandíbula mais curvada e primeiro dente marginal cujo ápice está orientado anteriormente. Além das variações mencionadas acima, também houve variação na base das mandíbulas. Quando se observa o resultado da PCA para a mandíbula direita, *Cyrelliitermes intermedius* e *Curvitermes odontognathus*, se destacam como as espécies que apresentaram base da mandíbula proporcionalmente maior em relação ao ápice, em comparação as outras espécies. A variação morfológica encontrada em Syntermitinae, indica uma grande plasticidade fenotípica, o que permitiu um maior sucesso ecológico para o grupo, que encontra-se presente em todos os biomas neotropicais.

5.2 Integração e modularidade morfológica

Diversos trabalhos utilizando técnicas morfométricas para acessar hipóteses de integração e modularidade em diferentes estruturas, tem sido realizado com vários grupos, como, por exemplo, a integração e modularidade em asas de *Drosophila melanogaster* (KLINGENBERG; ZAKLAN, 2000), mandíbulas de ratos (KLINGENBERG; MEBUS; AUFFRAY, 2003), crânios de mamíferos (GOSWAMI, 2006, SINGH *et al.*, 2009) e no esqueleto pélvico em aves (STOESSEL; KILBOURNE; FISCHER, 2013), no entanto, este é o primeiro estudo que investiga integração e modularidade morfológica em Syntermitinae e em cupins de uma forma geral, contribuindo com dados sobre a variação da forma dos aparatos cefálicos de defesa destes insetos.

A partir dos resultados obtidos da análise de modularidade para a cabeça, foi possível observar que a região do nasus e a região de inserção da mandíbula, não constituem módulos separados. A ausência de módulos nessa região pode estar relacionada ao tipo de defesa exercida pelos soldados de Syntermitinae. Nesta subfamília, a defesa é mista, ou seja, além da defesa mecânica com o uso de mandíbulas, os soldados também se defendem quimicamente através de substâncias expelidas pelo nasus (PRESTWICH, 1984; SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008). O nasus age de maneira coordenada com as mandíbulas, à medida que os músculos contraem para fechar as mandíbulas, a glândula frontal é contraída para expelir a substância química, sugerindo, portanto, que mudanças evolutivas que ocorram no nasus, implicam em mudanças na região de inserção das mandíbulas.

Em contrapartida, o resultado da análise de modularidade para as mandíbulas direita e esquerda, indicou a presença de dois módulos constituídos pela região apical e região côndilo-molar. Estes módulos podem estar relacionados ao padrão de desenvolvimento dos soldados, o que representaria um caso de modularidade desenvolvimental (KLINGENBERG, 2008, 2014). Em *Syntermes*, por exemplo, durante o período de desenvolvimento, larvas de 1º instar se diferenciam em larvas de 2º instar, dando origem a operários pouco esclerotizados e operários mais esclerotizados com cabeça escura. Esses operários mais esclerotizados se diferenciam em pré-soldado e posteriormente em soldado de último ínstar (CONSTANTINO, 1995). Durante o desenvolvimento do operário em soldado, a região côndilo-molar se mantém mais estável, permanecendo no soldado de último ínstar (ROCHA; CANCELLO; CARRIJO, 2012). Por outro lado, durante o período de diferenciação, a região apical continua se modificando e tende a variar a forma de acordo com o tipo de defesa empregada, a qual difere entre as espécies (ROCHA; CANCELLO; CARRIJO, 2012).

5.3 Correlação entre morfologia, filogenia e fatores ecológicos

Apesar de existir grande convergência evolutiva na morfologia dos soldados, como encontrado por Rocha e colaboradores (2017), a filogenia do grupo foi capaz de explicar até 34% da variação na forma da cabeça (as filogenias baseadas apenas em dados moleculares explicaram entre 22% e 28%), sugerindo que alguns aspectos da morfologia estão ligados a filogenia. Estes resultados reforçam a ideia de plasticidade fenotípica do grupo. No entanto, para as mandíbulas direita e esquerda a filogenia não foi capaz de explicar a variação na forma.

Embora a filogenia seja capaz de explicar parte da morfologia do grupo, outros fatores devem estar relacionados a forma da cabeça e mandíbulas dos cupins. Nesse estudo dois fatores ecológicos foram testados, grupo alimentar e bioma. No entanto, esses fatores também não explicam a variação na forma da cabeça e mandíbulas. O grupo alimentar não explica a variação na morfologia dos soldados, pelo fato destes não serem capazes de forragear. Na colônia, os soldados e os reprodutores, são alimentados pelos operários via trofalaxia (PEARCE, 1997; COSTA-LEONARDO, 2002). Dessa forma, o grupo alimentar deve influenciar muito mais a morfologia da cabeça e principalmente das mandíbulas dos operários. Um próximo passo seria testar a influência do grupo alimentar em cada módulo das mandíbulas (côndilo-molar e apical),

separadamente: é possível que este fator esteja relacionado ao módulo côndilo-molar, já que este se mantém mais constante durante a diferenciação do operário em soldado.

O bioma não explicou a variação da forma do aparato de defesa dos cupins, porque esta variação pode estar relacionada a predação e/ou competição pois os principais predadores (pássaros, primatas, anfíbios, pequenos mamíferos e formigas) e os competidores (e.g. colônias de cupins da mesma espécie, inquilinos) (EGGLETON *et al.*, 1996; THORNE; BREISCH; MUSCEDERE, 2003; SCHOLTZ; MACLEOD; EGGLETON, 2008) são comuns a todos os biomas onde Syntermitinae se encontra.

5.4 Relação entre morfologia da cabeça e tipo de mandíbulas

A Análise de Variância Multivariada Permutacional, revelou relação entre a forma da cabeça e o tipo de mandíbula. Na maioria das vezes, as mandíbulas do tipo perfurantes encontram-se presentes em espécies que possuem cabeça arredondada e nasus longo. Nessas espécies, a glândula frontal ocupa uma grande porção da cabeça, restando apenas um espaço menor para acomodar os músculos (COSTA-LEONARDO; BARSOTTI, 1996; SANTOS; COSTA-LEONARDO, 2006), o que poderia diminuir a força das mandíbulas. Dessa forma, as mandíbulas que possuem pontas finas são capazes de perfurar, mesmo quando a força exercida é menor, uma vez que a área menor do ápice da mandíbula ou do dente marginal leva ao aumento da pressão exercida. Isso explica o fato de soldados com cabeças menores terem mandíbulas perfurantes. Já as mandíbulas do tipo cortantes ou esmagadoras estão presentes em espécies com cabeça subretangular e nasus curto. Nessas espécies, a glândula frontal ocupa uma porção menor da cabeça, sendo a maior parte ocupada por músculos responsáveis pela contração das mandíbulas (COSTA-LEONARDO; BARSOTTI, 1996; SANTOS; COSTA-LEONARDO, 2006). Assim, a força exercida pelos músculos será maior, permitindo que mandíbulas não perfurantes também sejam efetivas.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo utilizou morfometria geométrica para verificar a variação da forma da cabeça e das mandíbulas de cupins no morfoespaço e para investigar se havia integração e modularidade morfológica na cabeça e mandíbulas desses insetos. Soldados de Syntermitinae, apresentaram uma grande variação quanto a forma da cabeça e mandíbulas. A forma da cabeça variou desde indivíduos que possuem nasus bem curto, que não ultrapassa a base das mandíbulas até indivíduos com nasus longo que excede a base das mandíbulas. Além da variação na morfologia da cabeça, as mandíbulas variaram quanto a curvatura do ápice, posição do dente marginal em relação ao ápice e largura da base. Mandíbulas com maior curvatura são do tipo perfurantes e estão presentes em espécies que possuem nasus longo, enquanto mandíbulas com pouca ou nenhuma curvatura são do tipo esmagadoras e cortantes e estão presentes em espécies cujo nasus é curto.

Hipóteses de modularidade foram testadas para cabeça e mandíbulas. A cabeça dos soldados não é constituída por módulos e, portanto, qualquer mudança que ocorra no nasus, implicará em mudanças na região de inserção das mandíbulas. Já as mandíbulas são constituídas por dois módulos, evidenciando um caso de modularidade desenvolvimental, em que a região côndilo-molar se mantém mais estável ao longo da diferenciação do operário em soldado, enquanto a região apical se modifica de acordo com o tipo de defesa empregada.

A relação existente entre a forma da cabeça e filogenia de Syntermitinae, demonstrou que existe uma certa convergência evolutiva na morfologia da cabeça para este grupo. Ainda neste estudo, foi possível observar que a morfologia da cabeça e das mandíbulas não podem ser explicadas por fatores como, grupo alimentar e bioma, mas podem estar relacionadas a predação e/ou competição.

Este é o primeiro estudo a investigar integração e modularidade morfológica em Syntermitinae e em cupins, o que contribui com um melhor entendimento sobre a evolução da morfologia do aparato cefálico de defesa da subfamília Syntermitinae e pode servir como base para trabalhos futuros com outros grupos.

7. REFERÊNCIAS

- ABE, T. Colonization of the Krakatau Islands by termites (Insecta: Isoptera). **Physiological and Ecology Japan**, v. 21, p. 63-88, 1984.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32–46, 2001.
- AHMAD, M. The phylogeny of termite genera based on imagoworker mandibles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 95, p. 37-86, 1950.
- BERG, R. L. The ecological significance of correlation pleiades. **Evolution**, v. 14, p. 171–180, jun. 1960.
- BOOKSTEIN, F. L. **Morphometric tools for landmark data. Geometry and Biology**. Cambridge University Press: New York. 1991.
- BOURGUIGNON *et al.* Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. **Evolution & Development**, v. 11, n. 6, p. 659-668, 2009.
- BRUNETTI, F. **Mecânica dos fluidos**. 2. ed. São Paulo: Pearson Prentice Hall, 2008.
- CHEVERUD, J. M. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. **Evolution**, v. 36, n. 3, p. 499-516, 1982.
- CONSTANTINO, R. Revision of the Neotropical termite genus *Syntermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). **The University Kansas Science Bulletin**, v. 55, n. 13, p. 455-518, 1995.
- CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal Applied Entomology**, Berlin, v. 126, p. 355- 365, 1 set. 2002.
- CONSTANTINO, R. **Cupins do Cerrado**. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2015.
- CONSTANTINO, R.; CARVALHO, S. H. C. *Paracurvitermes*, a new genus of Syntermitinae (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 57, n. 2, p. 377-388, 2011.
- CONSTANTINO, R. Online termite database. Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília. 2016. < <http://www.termitologia.unb.br>> Acessado em 28 de agosto de 2017.

COSTA-LEONARDO, A. M. **Cupins-Praga: morfologia, biologia e controle**. Rio Claro: Divisa, 2002.

COSTA-LEONARDO, A. M.; BARSOTTI, R. C. Soldier head morphology of the neotropical termites: *Embiraetermes festivellus silvestri* and *Spinitermes brevicornutus* (Desneux) (Isoptera, Termitidae). **Resvista Brasileira de Zoologia**, v. 13, n. 2, p. 321-330, 1996.

CUNHA, H. F. *et al.* Food preference of giant anteater and collared anteater (Pilosa, Myrmecophagidae) regarding the termite defense strategies. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 31, n. 1, p. 234-241, feb. 2015.

DELIGNE, J.; QUENNEDEY, A.; BLUM, M. S. The enemies and defence mechanisms of termites. In: HERMANN, H. R. **Social insects**. New York: Academic Press, 1981, v. 2, p. 2-67.

DESOUZA, O. F. F.; BROWN, V. K. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 10, n. 2, p. 197-206, may. 1994.

EGGLETON, P. *et al.* The species richness of termites (Isoptera) under differing level of forest disturbance in the Mbal Mayo Forest Reserve, Southern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 11, n. 1, p. 85- 98, feb. 1995.

EGGLETON, P. *et al.* The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbal Mayo Forest Reserve, southern Cameroon. **The Royal Society**, London, v. 351, p. 51-68, jan. 1996.

ENGEL, M. S.; KRISHNA, K. Family-Group Names for Termites (Isoptera). **American Museum Novitates**, New York, n. 3432, p. 1-9, 2004.

ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. **American Museum Novitates**, New York, p. 1- 28, 25 jun. 2009.

ENGEL, M. S. Family-group names for termites (Isoptera), redux. **Zookeys**, Lawrence, v. 148, p. 171-184, jun. 2011.

ESCOUFIER, Y. Le traitement des variables vectorielles. **Biometrics**, v. 29, p. 751–760, 1973.

FORNEL, R.; CORDEIRO- ESTRELA, P. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. In: MARINHO, J. R.; HEPP, L. U.; FORNEL, R. Temas em Biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus de Erechim. Erechim, 2012. p. 101-120.

FOX, R. W.; MCDONALD, A. T.; PRITCHARD, P. J. **Introdução à mecânica dos fluidos**. 6. ed. Rio de Janeiro: LTC Ed, 2006.

GOSWAMI, A. Morphological integration in the carnivoran skull. **Evolution**, v. 60, n. 1, p. 169-183, 2006.

HARE, L. Termite phylogeny as evidenced by soldier mandible development. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 37, p. 459-486, 1937.

HALLGRIMSOON *et al.* Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. **Evolution & Development**, v. 9, n. 1, p. 76-91, 2007.

HAMILTON, W. D. The genetical evolution of social behavior. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 7, p. 1-16, feb. 1964.

HAMMERSELEY, J. M.; HANDSCOMB, D.C. **Monte Carlo Methods**. Methuen, 1964.

HERMANN, H. R. Defensive mechanisms: general considerations. In: HERMANN, H. R. **Defensive Mechanisms in Social Insects**. New York: Praeger, 1984. p. 1-31.

HOOPER, J. W. Simultaneous equations and canonical correlation theory. **Econometrica**, v. 27, p. 245-256, 1959.

JOLLIFFE, I. T. **Principal Component Analysis, Second Edition**. New York: Springer-Verlag, 2002.

KLINGENBERG, C. P.; ZAKLAN, S. D. Morphological integration between developmental compartments in the drosophila wing. **Evolution**, v. 54, n. 4, p. 1273-1285, 2000.

KLINGENBERG, C. P.; MEBUS, K.; AUFRAY, J. C. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? **Evolution & Development**, v. 5, p. 522-531, 2003.

KLINGENBERG, C. P.; LEAMY, L. J.; CHEVERUD, J. M. Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible. **Genetics**, v. 166, p. 1909-1921, 2004.

KLINGENBERG, C. P. Morphological integration and developmental modularity. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 39, p. 115-132, 2008.

KLINGENBERG, C. P. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. **Evolution & Development**, v. 11, n. 4, p. 405-421, 2009.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**, Manchester, v. 11, p. 353–357, 2011.

KLINGENBERG, C. P. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. **Hystrix**, v. 24, n.1 p. 43-58, 2013.

KLINGENBERG, C. P. Studying morphological integration and modularity at multiple levels: concepts and analysis. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences**, v. 369, p. 1-9, 2014.

KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. **Biology of termites**. 1. ed. New York: Academic Press, 1969.

KRISHNA, K. *et al.* **Treatise on the Isoptera of the world**. New York: Bulletin of the American Museum of Natural History, 2013.

KORB, J. The ecology of social evolution in termites. In: KORB, J. & HEINZE, J. **Ecology of Social Evolution**. Berlin: Springer, 2008. p. 151-174.

LIMA, J. T.; COSTA- LEONARDO, A. M. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insect: Isoptera). **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 243- 250, 11 jul. 2007.

MAGWENE, P. M. New tools for studying integration and modularity. **Evolution**, v. 55, n. 9, p. 1734-1745, 2001.

MANTEL, N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. **Cancer Research**, v. 27, p. 209-220, 1967.

MARDIA, K. V.; KENT, J. T.; BIBBY, J. M. **Multivariate Analysis**. London: Academic Press, 1979.

MAYR, E. **The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance**. Cambridge, MA: Harvard, Univ. Press. 1982.

MILLER, L. R. A revision of the Termes-Capritermes branch of the Termitinae in Australia (Isoptera: Termitidae). **Invertebrate Taxonomy**, v. 4, p. 1147–1282, 1986.

MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of Termes (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. **Insect Sociaux**, Basel, v. 44, p. 267- 275, 1997.

MONTEIRO, L. R.; REIS, S. F. **Princípios de morfometria geométrica**. Ribeirão Preto, SP: Holos editora, 1999.

MORAES, D. A. A morfometria geométrica e a “revolução na morfometria” localizando e visualizando mudanças na forma dos organismos. **Bioletim**, São Paulo, n. 3, p. 1-5, 2003.

NOIROT, C. Glands and secretions. In: Krishna, K. & Weesner, F. M. **Biology of Termites**. New York & London: Academic Press, 1969. p. 89-123.

NOIROT, C. The nest of termites. In: Krishna, K. & Weesner, F. M. **Biology of Termites**. New York & London: Academic Press, 1970. p. 73-125.

NOIROT, C.; DARLINGTON, J. P. E. C. Termites nests: architecture, regulation and defense. In: Abe, Y.; Bignell, D.E.; Higashi, T. **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. London: Springer, 2000. p. 121-139.

NOWAK, M. A.; TARNITA, C. E.; WILSON, E. O. The evolution of eusociality. **Nature**, v. 466, p. 1057-1062, 2010.

OHKUMA, M. Termite symbiotic systems: eficiente bio-recycling of lignocellulose. **Applied Microbiology Biotechnology**, Japan, v. 61, p. 1- 9, 14 jan. 2003.

OKSAEN *et al.* Vegan: Community Ecology. Package. R package version 2.3-5. 2016.

OLSON, E. C.; MILLER, R. L. **Morphological Integration**. Chicago, Univ. Chicago Press. 1958.

PEARCE, M. J. **Termites: Biology and Pest Management**. New York: CAB International, 1997.

PRESTWICH, G. D. Defense mechanisms of termites. **Annual Review of Entomology**, New York, v. 29, p. 201-232, 1984.

QUENETTE, P.Y. Functions of vigilance behavior in mammals: a review. **Acta Oecologica**, France, v. 11, n. 6, p. 801-818, 1990.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org>. 2014.

REDFORD, K. H. Mammalian predation on termites: tests with the burrowing mouse (*Oxymycterus roberti*) and its prey. **Oecologia**, Berlin, v. 65, p. 145-152, 1984.

ROCHA, M. M.; CANCELLO, E. M.; CARRIJO, T. F. Neotropical termites: revision of *Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) and phylogeny of the Syntermitinae. **Systematic Entomology**. v. 37, p. 793-827, 2012.

ROCHA *et al.* Phylogenetic reconstruction of Syntermitinae (Isoptera, Termitidae) based on morphological and molecular data. **PLoS ONE**, v. 12, n. 3, p. 1-29, march. 2017.

ROHLF, F. J.; MARCUS, L. F. A revolution in morphometrics. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 8, n. 4, p. 129-132, 1993.

ROHLF, F. J. Ecology & Evolution. ver. 2.26. SUNY at Stony Brook. 2016.

ROHLF, F. J. Ecology & Evolution and Anthropology. ver. 1.74. Stony Brook University. 2017.

SANTOS. C. A.; COSTA-LEONARDO, A. M.; SERRÃO, J. E. Morphology of the head and frontal gland in neotropical Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). **Sociobiology**, v. 46, n. 3, p. 579-593, 2005.

SANTOS. C. A.; COSTA-LEONARDO, A. M. Anatomy of the frontal gland and ultramorphology of the frontal tube in the soldier caste of species of Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). **Microscopy Research and Technique**. v. 69, p. 913-918, 2006.

SCHOLTZ, O. I.; MACLEOD, N.; EGGLETON, P. Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using extended eigenshape analyses of head morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 153, p. 631-650, 2008.

SHORTER, J. R.; RUEPPEL, O. A review on self-destructive defense behaviors in social insects. **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 1, p. 1-10, 2012.

SINGH *et al.* Morphological evolution through integration: A quantitative study of cranial integration in Homo, Pan, Gorilla and Pongo. **Journal of Human Evolution**, v. 62, p. 155-164, 2012.

SOBOTNÍK, J.; JIROSOVÁ, A.; HANUS, R. Chemical warfare in termites. **Journal of Insect Physiology**, Prague, v. 56, p. 1012-1021, 2010.

SPANTON, S. G.; PRESTWICH, G. D. Chemical defense and self-defense: Biochemical transformations of contact insecticides produced by soldier termites. **Tetrahedon**, New York, v. 38, n. 13, p. 1921-1930, 1982.

STEINER, F. M. Abandoning aggression but maintaining self-nonsel self discrimination as a first stage in ant supercolony formation. **Current Biology**, Queensland, v. 17, p. 1903-1907, nov. 2007.

STOESSEL, A.; KILBOURNE, B. M.; FISCHER, M. S. Morphological Integration Versus Ecological Plasticity in the Avian Pelvic Limb Skeleton. **Journal of Morphology**, v. 274, p. 483-495, 2013.

THORNE, B. L. Evolution of eusociality in termites. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Maryland, v. 28, p. 27-54, 1997.

THORNE, B. L.; BREISCH, N. L.; MUSCEDERE, M. L. Evolution of eusociality and soldier caste in termites; influence of intraespecific competition and accelerated inheritance. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Germany, v. 100, n. 22, p. 12808- 12813, 2003.

VISCOSI, V.; CARDINI, A. Leaf morphology, taxonomy and geometric morphometrics: a simplified protocol for beginners. **PLoS ONE**, v. 6, n. 10, p. 1-20, 2011.

WAGNER, G. R; ALTENBERG, L. Complex adaptations and the evolution of evolvability. **Evolution**, v. 50, p. 967–976, 1996.

WAGNER, G. R.; PAVLICEV, M.; CHEVERUD, J. M. The road to modularity. **Nature Reviews Genetics**, v. 8, p. 921-031, 2007.

WILSON, E. O. **The insects societies**. Cambridge, MA: Belknap Press, 1971.

8. APÊNDICE – A

Imagens das espécies da subfamília Syntermitinae, utilizadas no estudo. Vista lateral da cabeça (vlc). Vista dorsal da mandíbula esquerda (vdme) e vista dorsal da mandíbula direita (vdmd).

